

Aus dem
Alfred-Wegener-Institut
für Polar- und Meeresforschung
Bremerhaven, BRD

Entwicklung benthischer Tiergemeinschaften im Sublitoral der Deutschen Bucht

Untersuchungen zur Initialbesiedlung durch pelagische Ausbreitungsstadien

vorgelegt dem Fachbereich 2 (Biologie)
der Universität Bremen

als
Dissertation zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr.rer.nat.)

von
Annette Bosselmann
aus
Lübberstedt

Bremen 1989



Danksagung

Aus dem
Alfred-Wegener-Institut
für Polar- und Meeresforschung
Bremerhaven, BRD

Ich danke Herrn Prof. Dr. W. Arns, der diese Arbeit mit großem Interesse betreut hat, für wertvolle
Anregungen und Ratschläge sowie konstruktive Kritik am Manuskript.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. E. Racher, der die ersten Ideen zu dieser Arbeit hatte und
auch in allen Phasen bei der Durchführung und Fertigstellung der Dissertation u.a. durch seine

Entwicklung benthischer Tiergemeinschaften im Sublitoral der Deutschen Bucht

Unveröffentlichte hydrographische Daten verdanke ich Herrn D. Machozek vom Deutschen
Untersuchungen zur Initialbesiedlung durch pelagische Ausbreitungsstadien

Für die tatkräftige Mitarbeit bei den Arbeiten auf See danke ich herzlich dem Mannschaftsleiter
FS "Viktor Hensen" und der Forschungsplattform "Nordsee".

Allen Mitarbeitern des Instituts für Polar- und Meeresforschung möchte ich herzlich danken für zahlreiche Hilfestellungen bei den Arbeiten im
Labor, bei der Datenverarbeitung und beim Drucken. Besonders: Anita Wörzner, Renat Krust, Camilo Garcia, Dr. Wilfried Hauber, Dr. Martin Ramm,
Dr. Werner Gies, Cordia Romanachneider und Marion Füll.

Nicht zuletzt danke ich meinen Eltern, die mir das Studium ermöglicht haben, und allen Freunden,
die mich während dieser Zeit seelisch unterstützt haben.

vorgelegt dem Fachbereich 2 (Biologie)
der Universität Bremen

als
Dissertation zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften

(Dr.rer.nat.)

von
Annette Bosselmann

aus
Lübberstedt

Bremen 1989

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Juli 1989

1. Referent: Prof. Dr. W.E. ARNTZ
2. Referent: Prof. Dr. G. WEIDEMANN

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die am Entstehen dieser Arbeit beteiligt waren und ohne deren Unterstützung die Untersuchungen nicht hätten durchgeführt werden können.

Ich danke Herrn Prof. Dr. W. Arntz, der diese Arbeit mit großem Interesse betreut hat, für wertvolle Anregungen und Ratschläge sowie konstruktive Kritik am Manuskript.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. E. Rachor, der die ersten Ideen zu dieser Arbeit hatte und mich in allen Phasen bei der Durchführung und Fertigstellung der Doktorarbeit u.a. durch seine stete Diskussionsbereitschaft hilfreich unterstützt und gefördert hat.

Unveröffentlichte hydrographische Daten verdanke ich Herrn D. Machozeck vom Deutschen Hydrographischen Institut, Hamburg.

Für die tatkräftige Mitarbeit bei den Arbeiten auf See danke ich herzlich den Mannschaften des FS "Victor Hensen" und der Forschungsplattform "Nordsee".

Allen Mitarbeitern der Sektion Biologie I des Alfred-Wegener-Instituts für Polar- und Meeresforschung möchte ich herzlich danken für zahlreiche Hilfeleistungen bei den Arbeiten im Labor, bei der Datenverarbeitung und beim Erstellen des Manuskripts. Mein Dank gilt hier besonders Anita Künitzer, Rainer Knust, Camilo García, Dr. Wilfried Heiber, Dr. Manfred Reinke, Dr. Werner Ekau, Claudia Riemenschneider und Marion Puls.

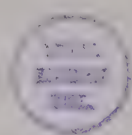
Nicht zuletzt danke ich meinen Eltern, die mir das Studium ermöglicht haben, und allen Freunden, die mich während dieser Zeit seelisch unterstützt haben.

INHALTSVERZEICHNIS

A.	ZUSAMMENFASSUNG	4
B.	EINLEITUNG	12
C.	DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET	15
1.	Geographische Lage und Topographie	15
2.	Hydrographie	16
3.	Oberflächensedimente	17
4.	Zooplankton und Makrozoobenthos	17
D.	MATERIAL und METHODEN	19
1.	Hydrographische Messungen	19
2.	Sedimentologische Untersuchungen	19
3.	Zooplankton	21
4.	Makrozoobenthos (Juvenile)	22
4.1.	Besiedlungsexperiment	22
4.2.	Vergleichsstationen	28
4.3.	Bearbeitung der Benthosproben im Labor	28
5.	Auswertung des Datenmaterials	29
5.1.	Parameterfreie Statistik	29
5.2.	Arten-Diversität	30
5.3.	Multivariate Verfahren der Klassifikation (Clusteranalyse, TWINSpan) und Ordination (DECORANA)	32
E.	ERGEBNISSE	38
1.	Hydrographische Parameter	38
1.1.	Diskussion der hydrographischen Verhältnisse	45
2.	Sedimentologische Untersuchungen	48

3.	Zooplankton	50
3.1.	Artenliste	50
3.2.	Saisonale Variabilität des Holoplankton 1985	54
3.3.	Saisonale Variabilität des Meroplankton 1985	57
3.4.	Saisonale Variabilität des Holoplankton 1986	61
3.5.	Saisonale Variabilität des Meroplankton 1986	63
3.6.	Diskussion der Planktonentwicklung 1985 und 1986	69
4.	Makrozoobenthos (Juvenile)	73
4.1.	Artenliste	73
4.2.	Statistischer Vergleich der Probenpaare	78
4.3.	Vergleich der im Experiment üblichen Probennahme mit der Probennahme durch Taucher	79
4.4.	Ansiedlung und Sukzession im Experiment und an den Vergleichsstationen 1985	80
4.4.1.	Individuen- und Artendichte	80
4.4.2.	Arten-Diversität	82
4.4.3.	Zusammensetzung der Fauna	84
4.4.4.	Ansiedlung und Sukzession im Jahresverlauf dokumentiert mit multivariaten Verfahren	88
4.4.5.	Gesamtbetrachtung der Makrozoobenthosentwicklung 1985	90
4.5.	Ansiedlung und Sukzession im Experiment und an den Vergleichsstationen 1986 (im Vergleich zu 1985)	91
4.5.1.	Individuen- und Artendichte	91
4.5.2.	Arten-Diversität	93
4.5.3.	Zusammensetzung der Fauna	96
4.5.4.	Ansiedlung und Sukzession im Jahresverlauf dokumentiert mit multivariaten Verfahren	99
4.5.5.	Gesamtbetrachtung der Makrozoobenthosentwicklung 1986 ...	100
4.6.	Betrachtung einzelner Arten	101
4.6.1.	Arten, die bevorzugt auf den experimentellen Substraten siedelten	102

4.6.2.	Arten, die auf den experimentellen Substraten und im natürlichen Biotop in vergleichbaren Dichten auftraten	119
4.6.3.	Arten, die bevorzugt im natürlichen Biotop siedelten	139
F.	DISKUSSION	143
1.	Methoden	143
2.	Ökologische Aspekte der Larvalphase, Ansiedlung und Rekrutierung der untersuchten Arten	152
3.	Saisonale und annuelle Variabilität des Besiedlungspotentials	163
4.	Sukzession auf den experimentellen Substraten; Vergleich zur Ansiedlung im natürlichen Biotop	166
5.	Ansiedlung und Sukzession in Abhängigkeit von biotischen und abiotischen Faktoren in beiden Untersuchungsjahren	171
6.	Zusammenfassende Bewertung, Perspektiven	182
G.	LITERATURVERZEICHNIS	186
H.	ANHANG	201



A. ZUSAMMENFASSUNG

In den Jahren 1985 und 1986 wurden Struktur und Dynamik der frühen Sukzessionsstadien einer sandbewohnenden Tiergemeinschaft auf experimentellen Weichboden-Substraten im Sublitoral der Deutschen Bucht sowie die Dynamik der Ansiedlung und Rekrutierung im natürlichen Biotop untersucht. Dabei stand die Frage der Abhängigkeit vom Larvenangebot im Pelagial im Vordergrund.

Experimentelle Substrate (Kiesgrubensand), die an der Forschungsplattform "Nordsee" (FPN) exponiert und in annähernd monatlichen Abständen geborgen wurden, dokumentieren den Verlauf der frühen Sukzession von April bis Dezember (Probenserie "Sukzession") und das monatliche Besiedlungspotential (Probenserie "Potential"). Benthosproben im natürlichen Habitat wurden an 2 Vergleichsstationen (NE FPN, EUT) in der Umgebung der FPN bei etwa monatlichen Ausfahrten mit FS "Victor Hensen" genommen. Insgesamt wurden 64 Substratbehälter (20 cm² Fläche) und 48 Benthosproben (Meiostecher von ca. 20 cm² Fläche aus van Veen-Backengreifern bzw. Reineck-Kastengreifern) auf die temporäre Meiofauna (>100 µm) untersucht.

Planktonprobennahmen an der FPN und an den Vergleichsstationen mit einem Nansen-Netz (150 µm Maschenweite) in ebenfalls etwa monatlichen Abständen lieferten Informationen über das Larvenangebot in der Wassersäule sowie über saisonale und annuelle Variationen der Entwicklung der Planktongemeinschaft.

Die Daten der Plankton- und Benthosuntersuchungen wurden anhand von Gesamtindividuendichten, Artenzahlen, Arten-Diversität, Rang-Häufigkeitsverteilungen, Dominanzen der Haupttaxa, Rangfolge der zehn häufigsten Taxa sowie multivariaten Verfahren dargestellt.

Die hydrographischen Parameter Temperatur, Salzgehalt und gelöster Sauerstoff wurden bei den Ausfahrten von Bord des Forschungsschiffes gemessen. Im Bodenwasser an der FPN wurden kurzzeitige Schwankungen dieser Parameter (z.B. bei Frontendurchgängen) sowie die

Sauerstoffverhältnisse in den Sommermonaten 1985 und 1986 kontinuierlich aufgezeichnet. Im April/Mai 1985 war dort auch ein Strömungsmesser in Bodennähe ausgebracht. Daten über den Jahresgang der Temperatur im Oberflächen- und Bodenwasser an der FPN wurden vom Deutschen Hydrographischen Institut (Hamburg) zur Verfügung gestellt.

In Sedimentanalysen wurden die Korngrößenzusammensetzung und der Kohlenstoffgehalt der experimentellen und natürlichen Sedimente bestimmt.

HYDROGRAPHIE

- Das Untersuchungsgebiet wird im wesentlichen vom Mischwasser von Nordsee- und Küstenwasser beeinflusst.
- Der Jahresgang der Temperatur an der FPN zeigt, daß das Wasser je nach Wetterlage nur für ein bis zwei Monate im Sommer (zwischen Juni und August) geschichtet war. 1986 trat die Schichtung etwa einen Monat später als im Vorjahr auf. Die minimalen Wassertemperaturen im Februar/März waren 1986 aufgrund des kalten Winters niedriger als 1985.
- Saisonale Schwankungen des Salzgehalts waren im Untersuchungsgebiet nicht festzustellen. Allerdings wurden im Bodenwasser an der FPN Vorstöße von Nordseewasser und besonders von Küstenwasser registriert, die durch Salzgehaltsfronten mit enormen horizontalen Dichtegradienten auffielen. Sie dokumentieren den noch im Seegebiet der FPN zeitweilig starken Süßwassereinfluß. Das Zustandekommen solcher Wasserversetzungen wird anhand der meteorologischen Bedingungen diskutiert.
- Der Sauerstoffgehalt im Bodenwasser an der FPN nahm 1986 deutlich stärker ab als 1985 und erreichte 13 Tage lang Werte von weniger als 40% Sättigung (3-4 mg O₂/l). Der stärkere Sauerstoffschwund 1986 steht anscheinend im Zusammenhang mit höheren Bodenwassertemperaturen zur Zeit vertikaler Schichtung sowie mit stabilisierten Schichtungsverhältnissen durch den Zustrom von Nordseewasser Anfang Juli 1986. Die Sauerstoffabnahme wird als heute "normal" für das Tiefenwasser in der Deutschen Bucht bei relativ günstigen klimatisch-hydrographischen Bedingungen (d.h. in windreichen und kühlen Sommern) angesehen.

- Die bodennahen Strömungen an den FPN sind im wesentlichen vom Gezeitenrhythmus geprägt.
- Aus klimatisch-hydrographischer Sicht waren die Untersuchungsjahre 1985 und 1986 Durchschnittsjahre.

ZOOPLANKTONENTWICKLUNG 1985 UND 1986

Das Plankton im Untersuchungsgebiet repräsentiert eine Mischwassergemeinschaft von Nordsee- und Küstenwasserplankton.

HOLOPLANKTON

- Der saisonale Zyklus des Holoplankton wird im wesentlichen von den Nahrungsbeziehungen im Plankton bestimmt. Die gegenüber dem Vorjahr verzögerte Entwicklung des Holoplankton läßt sich 1986 besonders im Auftreten der Appendicularien, der Coelenteraten und des sommerlichen Maximums der Copepoden-Nauplien feststellen.
- Beide holoplanktischen Leitformen *Sagitta elegans* (Indikator für Nordseewasser) und *S. setosa* (Indikator für Küstenwasser) treten im Untersuchungsgebiet auf. Ihr saisonal unterschiedliches Vorkommen ist vermutlich weniger auf advective Prozesse als auf Anpassungen ihrer Lebensweise und ihres Verhaltens zurückzuführen. Beide Arten können so unter Vermeidung von Nahrungskonkurrenz die Mischwasserzone in der Deutschen Bucht zu verschiedenen Zeiten besiedeln.

MEROPLANKTON

Im Jahresgang unterliegt das Meroplankton ausgeprägten Veränderungen mit wechselnden Arten- und Dichteunterschieden. Meroplanktische Larven gewinnen vor allem in den Sommermonaten besonderes Gewicht innerhalb der Planktongemeinschaft.

- Die saisonale Entwicklung verlief 1985 und 1986 in jeweils 3 Phasen, die in den o.g. Parametern relativ gute Übereinstimmung zwischen beiden Untersuchungsjahren zeigten. Die Phasen lassen sich generell beschreiben als eine Phase im Frühjahr (mit moderaten Individuen-

und Artenzahlen), eine relativ kurze Phase im Sommer (mit Massenentwicklungen weniger Arten bei ansteigenden Artenzahlen) und eine Phase im Herbst/Winter (mit anfangs noch hohen Individuen- und Artenzahlen und zum Winter hin stark abnehmenden Werten). Die Sukzession des Meroplankton in der Deutschen Bucht folgt anscheinend alljährlich diesem Muster.

- 1986 war die Meroplanktonentwicklung gegenüber dem Vorjahr um etwa einen Monat verzögert. Als mögliche Ursachen dieser annuellen Variationen werden Unterschiede in der Temperatur (Auswirkungen des kalten Winters 1986) und im Nahrungsangebot im Benthos und Pelagial zwischen beiden Untersuchungsjahren diskutiert.
- Massenentwicklungen von Larven verschiedener Arten treten während der Sukzession des Meroplankton in der Deutschen Bucht anscheinend regelmäßig auf - vor allem in den Sommermonaten. Besonders die Arten *Echinocardium cordatum*, *Tellina fabula* und *Ophiura albida* fielen mit hohen Larvendichten auf.

DAS EXPERIMENTELLE DESIGN

Das experimentelle Design sowie die FPN als Standort des Besiedlungsexperiments waren für die Untersuchung der frühen Sukzessionsstadien der Makrozoobenthos-Assoziationen im Sublitoral der Deutschen Bucht geeignet. Die durch das Experiment bedingten Artefakte werden ausführlich diskutiert. Trotz einer sicherlich nicht ganz uneingeschränkten Übertragbarkeit der Ergebnisse aus dem Besiedlungsexperiment lassen sich eine Reihe von Vorgängen herausarbeiten, die m.E. auch bei der Neu- und Wiederbesiedlung natürlicher Sedimente von grundsätzlicher Natur sind.

LARVALPHASE, ANSIEDLUNG UND REKRUTIERUNG

Für die erst wenig bekannte, für die Entwicklungsstadien kritische Übergangsphase vom Pelagial zum Benthos werden folgende Ergebnisse herausgearbeitet:

- Eine Verfrachtung von Larven aus anderen Bodentiergemeinschaften der Deutschen Bucht und der zentralen Nordsee in das Untersuchungsgebiet wurde festgestellt.

- Die Bedeutung der Metamorphose im freien Wasser, die für die Arten *Echinocardium cordatum* und *Ophiura albida* festgestellt wurde, wird diskutiert.
- Es ergaben sich indirekte Hinweise, daß sowohl aktive Substratwahl als auch passive Ablagerung der Larven zu der Ansiedlung beigetragen haben.
- Die Ansiedlung erfolgte bei der Mehrzahl der Arten über planktische Larvenstadien. Die Drift von Postlarven und/oder Juvenilen hat im Sublitoral der Deutschen Bucht - zumindest für die Arten mit planktischen Larven - nur untergeordnete Bedeutung.
- Wachstum und Entwicklung der Postlarven waren je nach Lebensgeschichte der Arten sehr unterschiedlich. Das Wachstum war meist auf die Frühjahrs- bis Herbstmonate beschränkt und stagnierte im Winter.
- Die hohe Mortalität der Postlarven auf den experimentellen Substraten - bei fehlender adulter Fauna - dürfte im wesentlichen auf intraspezifische Interaktionen zwischen postlarvalen und/oder juvenilen Stadien zurückzuführen sein.

BESIEDLUNGSPOTENTIAL

- Der ausgeprägte Jahresgang des Besiedlungspotentials wird im wesentlichen vom Larvenangebot bestimmt. Wie bei der Meroplanktonentwicklung lassen sich drei Phasen in beiden Untersuchungsjahren unterscheiden. Temperatur und Nahrungsangebot wirken sich vor allem indirekt über die Beeinflussung des Larvenplankton aus.
- Arten, die fast das ganze Jahr über laichen (z.B. *Abra alba* und *Spisula subtruncata*), haben im Gegensatz zu Arten mit nur kurzen Laich- und Ansiedlungsperioden (z.B. *Pholoe minuta*, *Mediomastus aff. fragilis* und *Scoloplos armiger*) größere Chancen, eine Ansiedlung und Rekrutierung trotz zeitweilig ungünstiger Umweltbedingungen zu sichern.

ANSIEDLUNG UND SUKZESSION IM EXPERIMENT UND IM NATÜRLICHEN BIOTOP

- Die Gemeinschaftsentwicklung auf den experimentellen Substraten folgte in beiden Untersuchungsjahren einem gewissen Muster, das in mancher Hinsicht mit der Sukzession auf Weichboden-Substraten in anderen Meeresgebieten der europäischen Küsten vergleichbar ist. 1985 wurden ähnlich wie beim Meroplankton und beim Besiedlungspotential drei Phasen der frühen Sukzession unterschieden:
 1. Phase mit moderaten Individuen- und Artenzahlen im Frühjahr
 2. Phase mit Massenansiedlungen weniger Arten im Sommer
 3. Phase mit anfangs noch hohen Individuen- und Artenzahlen und zum Jahresende stark abnehmenden Dichten im Herbst bis Winter.1986 fiel die 2. Phase aus. In diesem Jahr siedelten sich schon in der 1. Phase einige stärker dominierende Arten an.
- Im Dezember, d.h. 8 Monate nach Beginn der Sukzession, waren noch keine Anzeichen einer beginnenden Stabilisierung der Gemeinschaft auf den experimentellen Substraten zu erkennen. Die Entwicklung bis zum Erreichen einer an die Umweltbedingungen angepaßten, "reiferen" Gemeinschaft mit normalen saisonalen Fluktuationen wird diskutiert.
- Die Ansiedlung im natürlichen Biotop verlief nicht in vergleichbaren Phasen. Die Artenzusammensetzung der Postlarven und Juvenilen glich - außer zur Zeit der Massenansiedlungen im Sommer - meist mehr der Zusammensetzung der *Tellina-fabula*-Assoziation im Untersuchungsgebiet.
- Eine dichte Ansiedlung von Postlarven - auch im natürlichen Biotop - ist Ausdruck der "normalen" kurzzeitigen Variabilität des Makrozoobenthos im Untersuchungsgebiet und tritt nicht nur nach Störungen der Fauna auf.

EINFLUSS DER BIOTISCHEN UND ABIOTISCHEN FAKTOREN

Die die Ansiedlung und Sukzession beeinflussenden Faktoren lassen sich drei Kategorien zuordnen, nämlich Umweltbedingungen, Lebensgeschichte der Arten und biotische Interaktionen.

UMWELTBEDINGUNGEN

- Der Verlauf der frühen Sukzession wird im wesentlichen vom saisonal variierenden Larvenangebot bestimmt. Dies bedeutet, daß die frühen Stadien abhängig vom Startzeitpunkt der Sukzession eine unterschiedliche Artenzusammensetzung aufweisen.
- Effekte von Frontendurchgängen (mit starken Salzgehaltsschwankungen) und der Abnahme der Sauerstoff-Konzentrationen im Bodenwasser an der FPN wurden nicht beobachtet.

LEBENSGESCHICHTE DER ARTEN

- Die opportunistischen Arten *Scoloplos armiger*, *Abra alba*, *Mediomastus* aff. *fragilis* und *Pholoe minuta* traten zu Beginn der Sukzession auf. Die Präsenz dieser Arten ist jedoch für das Fortschreiten der Sukzession nicht essentiell.
- Als intermediäre Arten (im Sinne von McCALL 1977) können infolge ihrer dichten, aber wenig erfolgreichen Ansiedlung im mittleren Stadium der frühen Sukzession die Arten *Tellina fabula*, *Echinocardium cordatum* und *Ophiura albida* bezeichnet werden.

BIOTISCHE INTERAKTIONEN

- Interspezifische Interaktionen zwischen den Besiedlern der experimentellen Substrate haben anscheinend im wesentlichen den Charakter von Toleranz - statt Förderung oder Hemmung -, so daß die Arten entsprechend dem saisonalen Auftreten ihrer Larven und gemäß ihrer Lebensgeschichte in der Sukzessions-Sequenz auftreten.
- Für die hohe postlarvale Mortalität nach dichten Ansiedlungen auf den experimentellen Substraten werden vor allem intraspezifische Interaktionen zwischen den Postlarven und/oder

Juvenilen als verantwortlich angesehen. Auch im natürlichen Biotop kommt ihnen neben adult-larvalen Interaktionen anscheinend große Bedeutung zu.

In der Diskussion werden außerdem Fragestellungen aufgezeigt, die sich an die Ergebnisse dieser Arbeit anschließen, und Perspektiven zukünftiger Forschungsaufgaben erörtert, wie u.a. der Nutzen von Besiedlungsexperimenten für Kurzzeit-Monitoring in belasteten Seegebieten.

B. EINLEITUNG

Die Struktur der Makrozoobenthosgemeinschaften auf sandigen und schlickigen Böden im Sublitoral der Deutschen Bucht ist in einer Reihe von Arbeiten beschrieben worden (u.a. HAGMEIER 1925, STRIPP 1969a, DÖRJES 1977, SALZWEDEL et al. 1985). Die Fauna ist sowohl von saisonalen Fluktuationen der Abundanzen der Populationen geprägt (STRIPP 1969b, RACHOR & GERLACH 1978, MÜHLENHARDT-SIEGEL 1988) als auch von variablen Umweltbedingungen wie schweren Stürmen, kalten Wintern und Sauerstoff-Defiziten beeinflusst (ZIEGELMEIER 1970, 1978, GERDES 1977, RACHOR 1977, BUHR 1981, v.WESTERNHAGEN et al. 1986). Während die bisherigen Arbeiten in der Regel über Veränderungen in den Adult-Beständen berichten, wurden Fragen nach der Ansiedlung und frühen Rekrutierung des Makrobenthos in der Deutschen Bucht bisher weitgehend vernachlässigt, da postlarvale und juvenile Stadien der Fauna in den Untersuchungen nicht erfaßt wurden. Diesem Fragenkomplex kommt allerdings für das Verständnis der Dynamik des Makrozoobenthos große Bedeutung zu; insbesondere nach Störungen der Fauna.

Die Sukzessionsstadien einer marinen Weichbodengemeinschaft können während der Wiederbesiedlungsphase nach katastrophalen Umwelteinflüssen oder in einem Besiedlungsexperiment in situ mit künstlichen Substraten untersucht werden. Im Sublitoral der Deutschen Bucht folgten ZIEGELMEIER (1970), GERDES (1977) und BUHR (1981) dem ersten Ansatz, während experimentelle Feldstudien in diesem Seegebiet bislang fehlen, mit Ausnahme des Wattenmeeres (s. REISE 1985). Besiedlungsexperimente mit Weichbodensubstraten wurden dagegen in anderen Meeresgebieten bereits erfolgreich durchgeführt (DAUVIN 1984 und darin zitierte frühere Arbeiten, AMBROSE 1984, BONSDORFF & ÖSTERMAN 1985, ARNTZ & RUMOHR 1986, DIAZ-CASTANEDA & PATRICK 1986, DIAZ-CASTANEDA 1987,). Sie lieferten grundlegende Informationen über den Verlauf der Ansiedlung und Sukzession sowie über die beteiligten biologischen und physikalischen Prozesse.

Da sich die meisten makrobenthischen Tiere gemäßigter Breiten über planktische Larven fortpflanzen (THORSON 1946), ist eine integrierte Betrachtung der traditionell getrennt behandelten Teilökosysteme des Pelagials und Benthals anzustreben. Nur wenige Arbeiten haben das Vorkommen und die Verteilung von Larven mit der Ansiedlung und Rekrutierung von Postlarven auf Weichböden verglichen (MUUS 1973, BHAUD & LeBOUTEILLER-BOUGNOL 1980, RUMOHR 1980, CAMERON & RUMRILL 1982, WEBB 1984). HANNAN (1981) und LUCKENBACH (1984) weisen auf die methodischen Schwierigkeiten solcher Untersuchungen hin: daß das Plankton in bewegten Wassermassen fleckenhaft verteilt ist, daß zwischen der eigentlichen Ansiedlung und der frühen postlarvalen Mortalität nur schwer zu differenzieren ist, u.v.a. mehr. Trotz dieser Problematik lassen sich aus solchen Untersuchungen wichtige Erkenntnisse über die für Entwicklungsstadien kritische Übergangsphase vom Pelagial zum Benthal herausarbeiten.

1985 und 1986 wurde an der Forschungsplattform "Nordsee" (FPN) im Sublitoral der Deutschen Bucht ein Besiedlungsexperiment mit Weichbodensubstraten durchgeführt. Parallel dazu wurden im Untersuchungsgebiet das Zooplankton, insbesondere das Meroplankton, sowie Ansiedlung und Rekrutierung von Benthosorganismen in natürlichen Sedimenten untersucht. Ziel dieser Arbeit ist, die frühe Entwicklung der Bodentiergemeinschaften auf feinsandigen Böden zu beschreiben und den Einfluß abiotischer und biotischer Faktoren in dieser Phase zu untersuchen. Im einzelnen werden dabei folgende Fragestellungen bearbeitet:

- Wie sind die klimatisch-hydrographischen Rahmenbedingungen zur Zeit der Untersuchung? Lassen sich besondere Ereignisse, wie Sauerstoff-Defizite oder das Auftreten von Fronten im Seegebiet, feststellen?
- Wie ist die saisonale und annuelle Variabilität des Angebots an planktischen Larven und der Entwicklung der Planktongemeinschaft im Untersuchungsgebiet?
- Welchen physikalischen und biologischen Prozessen kommt beim Übergang der Organismen vom Pelagial zum Benthal besondere Bedeutung zu?
- Wie stellt sich das monatliche Besiedlungspotential zu verschiedenen Jahreszeiten dar? Lassen sich unterschiedliche Reproduktionsstrategien, z.B. von nur kurzen Laich- und

Ansiedlungsperioden bis hin zu ausgedehntem, im Extremfall ganzjährigem Ansiedeln für die häufigen Arten erkennen?

- Folgt die Sukzession auf den experimentellen Substraten in beiden Untersuchungsjahren einem bestimmten Muster? Wie weit schreitet die Gemeinschafts-Entwicklung im Verlauf von 8 Monaten fort? Unterscheidet sich die Sukzession im Experiment von der Ansiedlung und Rekrutierung im natürlichen Biotop?
- Welchen Einfluß haben abiotische und biotische Faktoren wie die physikalisch-chemischen Umweltbedingungen, die Lebensgeschichte der Arten und biotische Interaktionen auf die Ansiedlung und Sukzession?

Von zentraler Bedeutung sind dabei Fragen nach der Dynamik und Stabilität der stark fluktuierenden Faunengemeinschaften feinsandiger Böden im Sublitoral der Deutschen Bucht.

C. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

1. Geographische Lage und Topographie

Das Untersuchungsgebiet liegt im Außenbereich der Deutschen Bucht, die sich bei etwa 6° östlicher Länge und 55° nördlicher Breite als südöstlicher Teil der Nordsee abgrenzen läßt. Landseitig ist sie durch die Küsten Schleswig-Holsteins und Ostfrieslands begrenzt.

Die Deutsche Bucht ist mit einer durchschnittlichen Tiefe von 25 m ein flaches Seegebiet. Die Topographie ist geprägt durch die ausgedehnten Wattengebiete sowie durch das periglaziale Elbe-Urstromtal, das sich, im Osten etwa durch die 30 m-Tiefenlinie begrenzt, von Helgoland in nordwestlicher Richtung bis zur Doggerbank erstreckt. Im Bereich der Deutschen Bucht weist diese 25 bis 40 km breite Rinne Tiefen von etwa 30 bis 45 m auf (FIGGE 1980). Während das Westufer allmählich in die flacheren Gebiete des Ostfriesischen Schelfs übergeht, steigt das Ostufer zum Nordfriesischen Schelf steiler an. An diesem Ostufer liegen die Vergleichsstationen (EUT: 54°43'N 06°52'E, 39 m Tiefe; NE FPN: 54°46'N 07°15'E, 27 m Tiefe) und die Forschungsplattform "Nordsee" (FPN: 54°42'N 07°10'E, 30 m Tiefe) (Abb.1).

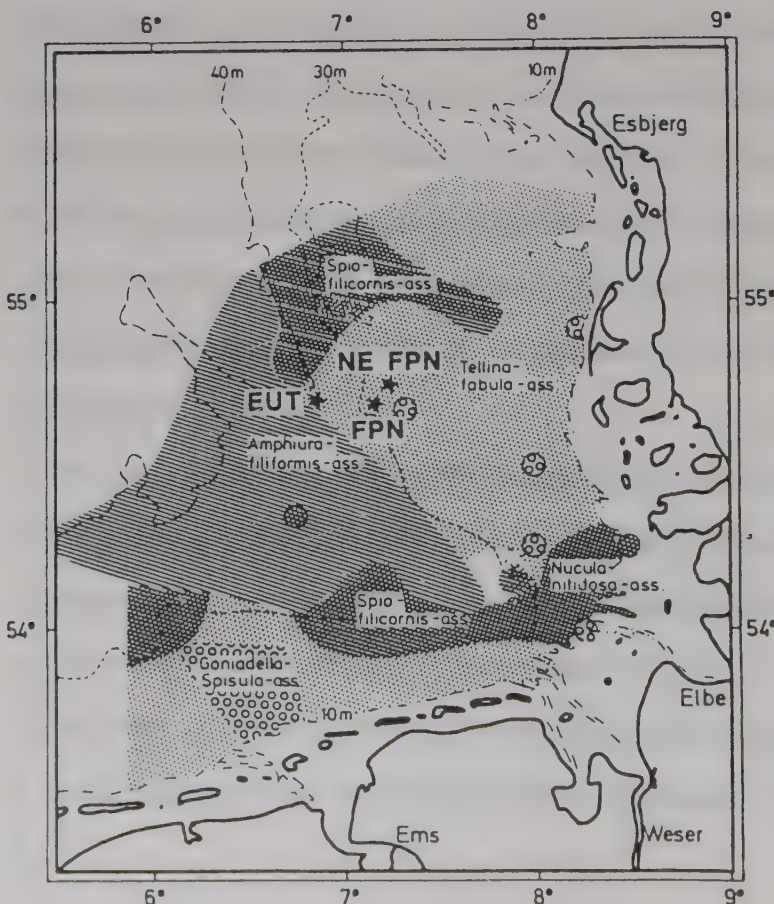


Abb. 1. Stationskarte und Karte der Makrozoobenthos-assoziationen im Sublitoral der Deutschen Bucht (nach SALZWEDEL et al. 1985).

2. Hydrographie

Die hydrographische Struktur der Deutschen Bucht wird neben den Gezeitenströmen durch die entgegen dem Uhrzeigersinn verlaufenden Restströme und durch die Vermischung von stark salzhaltigem Nordseewasser und süßwasserbeeinflusstem Küstenwasser bestimmt. In der Vermischungszone findet man das spezifisch schwere Nordseewasser unter dem leichteren Küstenwasser, was ausgeprägte horizontale und vertikale Dichtegradienten zur Folge hat. GOEDECKE (1968) nannte diese Zone die "Konvergenz der Deutschen Bucht".

Nach BECKER & PRAHM-RODEWALD (1980) stellt sich diese Frontalzone, die sich in der östlichen Deutschen Bucht von den Flußmündungen von Elbe und Weser bis nördlich der FPN erstreckt, oft als ein ganzes System kleinerer Salzgehaltsfronten in von Südost nach Nordwest verlaufender Ausrichtung dar. Diese Fronten können das ganze Jahr über in Abhängigkeit vom Süßwasserabfluß und der Wetterlage auftreten. Zwei weitere Frontensysteme wurden in der Deutschen Bucht beschrieben:

- Temperaturfronten, die sich im Übergangsbereich zwischen dem im Sommer thermisch geschichteten tieferen Wasser und dem infolge der Gezeitenturbulenz vertikal durchmischten Wasser ausbilden (BECKER & PRAHM-RODEWALD 1980, KRAUSE et al. 1986).
- Auftriebsfronten, die im Bereich des Elbe-Urstromtals in der Nähe Helgolands vornehmlich bei Ostwindlagen beobachtet wurden (KRAUSE et al. 1986). Schon WEGENER (1977) beschrieb solche Frontenbereiche als Kaltwasserinseln im Oberflächenwasser bei Helgoland.

Die stetigen Änderungen der Lage und Intensität dieser Frontensysteme verdeutlichen die räumliche und zeitliche Variabilität der Ausbreitung und Vermischung der Wassermassen in der Deutschen Bucht.

Die im wesentlichen vom Wind, der Dichteverteilung des Wassers und den Gezeiten getriebene Restströmung ist geprägt von der Topographie des Meeresbodens sowie dem Verlauf der Küstenlinie in der Deutschen Bucht. Die Restströmung verläuft meist küstenparallel ausgerichtet mit Wirbelbildungen vor allem in der inneren Bucht (MITTELSTAEDT et al. 1983). Die Deutsche

Bucht wird insbesondere vom Wasser der südwestlichen Nordsee und der südlichen zentralen Nordsee beeinflusst (ICES STUDY GROUP 1983). Diese Austauschprozesse werden im wesentlichen von großräumigen windinduzierten Strömungen beeinflusst (KOLTERMANN & LANGE 1975, PINGREE & GRIFFITH 1980).

Das Untersuchungsgebiet liegt in der östlichen Deutschen Bucht, wo von RACHOR & ALBRECHT (1983) und DETHLEFSEN & v.WESTERNHAGEN (1983) in Bodennähe großflächig auftretende Sauerstoff-Defizite in den Sommern 1981 bis 1983 festgestellt wurden. RACHOR & ALBRECHT bringen diese Defizite in Zusammenhang mit eutrophierungsbedingten Planktonblüten und zugleich durch Ostwindlagen induziertem Vordringen von kaltem, relativ sauerstoffarmem Bodenwasser aus der zentralen Nordsee. Dieses Wasser dringt entlang dem Elbe-Urstromtal bis weit in die Deutsche Bucht hinein, wobei es insbesondere am Ostufer des Tals zu intensiveren Schichtungen, aber auch auftriebsartigen Erscheinungen kommen kann.

3. Oberflächensedimente

Karten über die Sedimentverteilung in der Deutschen Bucht (zusammengefaßt bei SALZWEDEL et al. 1985) zeigen, daß die FPN und die Station NE FPN in einer Zone mit Fein-, Mittel- bis Grobsanden liegen. RACHOR (Bremerhaven, persönliche Mitteilung) stellte in der näheren Umgebung der FPN ebenfalls eine sehr heterogene Sedimentverteilung fest, als er an fünf Stationen auf einem Schnitt auf 54° 42' N von 07° 06' bis 07 15' E vier verschiedene Sedimenttypen von Feinsand bis Grobsand mit Kies registrierte.

Die Station EUT liegt im Übergangsbereich zu einer Zone mit schlickigem Feinstsand, die sich entlang dem Elbe-Urstromtal bis in die innere Deutsche Bucht erstreckt.

4. Zooplankton und Makrozoobenthos

Über das Zooplankton der Deutschen Bucht wurden mit den Untersuchungen von MARTENS (1978) und GERDES (1985) nur wenige großflächige Erhebungen durchgeführt. Das Zooplankton

im Untersuchungsgebiet wird nach diesen Studien vom direkten Einstrom des Nordseewassers beeinflusst. In einer Untersuchung zur Verteilung des Zooplankton, insbesondere des Meroplankton, entlang dem Elbe-Urstromtal von der inneren Deutschen Bucht bis nordöstlich der Doggerbank konnte BOSSELMANN (1984) zeigen, daß sich eine mit "küstennahem Mischwasser" assoziierte, sehr heterogene Zooplanktongemeinschaft von Helgoland bis in den Bereich nordöstlich der Weißen Bank ausdehnt. Erst nördlich von etwa 55° N traf sie eine homogenere Zooplanktongemeinschaft im Wasser der zentralen Nordsee an.

Nach SALZWEDEL et al. (1985) gehört das Untersuchungsgebiet zu der "*Tellina-fabula*-Assoziation", die in den Fein- bis Mittelsandgebieten des Nord- sowie des Ostfriesischen Schelfs von etwa 13-31 m Tiefe angetroffen wird (Abb.1). Charakterarten sind der Polychaet *Magelona papillicornis*, die Muschel *Tellina fabula* und der Amphipode *Urothoe grimaldii*, aber auch die Polychaeten *Spiophanes bombyx* und *Spio filicornis* sowie die Muschel *Venus striatula* gehören zu den dominanten Arten dieser Assoziation.

Die Station EUT liegt im Übergangsbereich zu der "*Amphiura-filiformis*-Assoziation", die im Elbe-Urstromtal in Tiefen von 34 bis 45 m auf schlickigem Feinst- bis Feinsand auftritt. Charakterarten dieser Assoziation sind die Muscheln *Nucula nitidosa* und *Mysella bidentata*. *V. striatula*, der Polychaet *Pholoë minuta* und der Seeigel *Echinocardium cordatum* sind weitere dominierende Mitglieder. Eine kleinräumigere Erhebung des Makrozoobenthos im Bereich des Elbe-Urstromtals wurde von BÜSSELBERG (1985) durchgeführt. Die Station EUT wurde dabei auch untersucht (Station 8). Er ordnete diese Station einer "*Amphiura-filiformis/Tellina-fabula*-Mischassoziation" im mittleren Elbe-Urstromtal zu. Aus seinen Angaben über die Abundanz der Arten wird allerdings deutlich, daß in der adulten Fauna dieser Station Arten der "*Tellina-fabula*-Assoziation" dominieren. BÜSSELBERG stellte, wie vor ihm HAGMEIER (1925) und SALZWEDEL et al. (1985) in ihren Untersuchungen auf größeren Stationsnetzen, eine enge Bindung des Makrozoobenthos an die Sedimentverteilung in der Deutschen Bucht fest.

D. MATERIAL und METHODEN

1. Hydrographische Messungen

An den Vergleichstationen EUT und NE FPN wurden 1985 und 1986 bei annähernd monatlich durchgeführten Ausfahrten mit dem FS "Victor Hensen" Vertikalprofile von Temperatur, Salzgehalt und gelöstem Sauerstoff gemessen. Da solche Meßprofile von der Forschungsplattform "Nordsee" (FPN) nicht zur Verfügung standen, wurden die Messungen mit Daten von einer nahe gelegenen Station (W FPN) ergänzt. Als Meßgeräte wurden entweder eine OTS-Sonde (Fa. ME Meerestechnik, Trappenkamp) oder eine TS-Sonde (Fa. Switchgear, London) zusammen mit einer Sauerstoffsonde (Fa. Yellow Springs Instrument Co., Inc., Ohio) verwendet.

An der FPN wurde während der Sommermonate eine kontinuierlich registrierende OTS-Sonde (Fa. ME Meerestechnik, Trappenkamp) in etwa 25 m Wassertiefe an dem dort ausgebrachten Substratgestell (s.Kap.D.4.1) befestigt und deren Meßdaten an Bord der Plattform auf elektronischen Datenträgern aufgezeichnet. Außerdem wurde die Strömungsgeschwindigkeit vom 14.05.-14.06.85 mit einem an dem Gestell befestigten Aandera-Strömungsmesser registriert. Daten von stündlichen Messungen der Temperatur an der FPN in 5 m und 19 m Wassertiefe wurden vom Deutschen Hydrographischen Institut (DHI, Hamburg) zur Verfügung gestellt.

2. Sedimentologische Untersuchungen

Korngröße

Die Korngrößenverteilung der experimentellen Substrate wurde 1985 und 1986 vor dem Ausbringen bestimmt. An den Vergleichstationen wurden im Februar 1986 Proben zur Korngrößenanalyse genommen. Dazu wurde pro Station aus 2 van Veen-Greifern je ein 5 cm tiefer Sedimentkern mit einem Meistecher (10 cm²) entnommen und eingefroren.

Im Labor wurden die Sedimente im Ultraschallbad homogenisiert. Die Korngröße wurde bestimmt durch Naßsieben mit einem Siebsatz, bestehend aus Sieben von 1000, 500, 250, 125 und 63 μm . Die einzelnen Fraktionen wurden im Vakuum bei 60°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend gewogen. Aus den Gewichten wurden die prozentualen Anteile der Fraktionen berechnet.

Bestimmung des organisch gebundenen Kohlenstoffgehalts

Zur Kohlenstoffanalyse wurden 2 cm tiefe Sedimentkerne mit einer an der Spitze abgeschnittenen 5-ml-Plastikspritze gezogen und eingefroren. Jeweils zwei solcher Kerne wurden aus einem hierfür zusätzlich genommenen Bodengreifer an den Vergleichstationen im Februar, Mai, Juni, August und September 1986 gezogen. Der Kohlenstoffgehalt der experimentellen Substrate (s. Kap.D.4.1.) wurde 1986 vor dem Ausbringen sowie von Mai bis August 1986 in monatlichen Abständen stichprobenartig untersucht. Dazu wurde ein Sedimentkern aus dem äußeren Ring der Substratbehälter entnommen, sofern dieser nicht zu stark ausgespült war.

Im Labor wurden die getrockneten Proben zunächst in einer Kugelmühle staubfein gemahlen. Der Gesamtkohlenstoff und der anorganisch gebundene Kohlenstoff wurden nach dem coulometrischen Verfahren (HERRMANN & KNAKE 1973) am Coulomat 702 (Fa. Ströhlein Instruments, Kaarst) gemessen. Der organisch gebundene Kohlenstoffanteil ergibt sich aus der Differenz beider Komponenten. Bei diesem Verfahren wird CO_2 aus den Kohlenstoffverbindungen im Sauerstoffstrom bei 1200°C freigesetzt. Das CO_2 reagiert mit einer Bariumperchloratlösung (pH 10,1) unter Bildung von Bariumcarbonat. Durch den Verbrauch von Hydroxylionen nimmt der pH-Wert bei dieser Reaktion ab. Die Hydroxylionen werden durch Elektrolyse neu gebildet, bis der anfängliche pH-Wert wieder erreicht ist. Die dabei verbrauchte Strommenge ist äquivalent dem freigesetzten CO_2 . Aus dem anorganisch gebundenen Kohlenstoff (Karbonaten) wird CO_2 durch Zusatz von 14%iger Phosphorsäure zum gemahlenen Sediment im Sauerstoffstrom freigesetzt und dann nach dem gleichen Verfahren bestimmt.

3. Zooplankton

Probennahme

Planktonproben wurden an den Vergleichstationen (EUT, NE FPN) von Bord des Schiffes sowie von Bord der Plattform (FPN) mit einem Nansen-Netz (150 μm Maschenweite) genommen. Ein Vertikalhol durch die gesamte Wassersäule, von ca. 4 m über dem Meeresboden bis zur Wasseroberfläche, wurde an jeder Station durchgeführt. Die Daten der Probennahmen sind der Tab.A1 im Anhang zu entnehmen. Abhängig von der Wassertiefe an den Stationen wurden bei den einzelnen Hols unterschiedliche Wassermengen beprobt. Die Durchflußmenge wurde näherungsweise aus dem Volumen der Wassersäule ($V=\pi r^2 h$) mit $r=35$ cm als Radius der Netzöffnung und der dem jeweiligen Netzweg entsprechenden Höhe (h) errechnet. An der Station EUT wurden im Schnitt 13 bis 14 m^3 , an der Plattform 9 bis 10 m^3 und an der Station NE FPN 8 bis 9 m^3 Wasservolumen gefiltert. 1986 wurde für die Planktonfänge an der FPN ein Nansen-Netz mit gleicher Maschenweite, aber einer Netzöffnung von nur 57 cm Durchmesser eingesetzt. Die gefilterte Wassermenge betrug 6 bis 7 m^3 .

An Bord wurden die Proben über 150 μm Gaze eingeeengt und in 4%igem, mit Hexametylentetramin gepuffertem Formaldehyd in Seewasser fixiert.

Bearbeitung im Labor

Im Labor wurden mit einem Planktonprobenteiler nach KOTT (1953) Unterproben genommen. Dieses Gerät teilte das Gesamtvolumen der Probe in 10 gleiche Unterproben, von denen zwei quantitativ mit einem Stereomikroskop ausgezählt wurden. Eine dritte Unterprobe wurde ein weiteres Mal geteilt. In zwei dieser Unterproben, die je 1/100 des Gesamtvolumens ausmachten, wurden die Copepoden und die Nauplien der Copepoden gezählt. Aus dem gesamten Rest der Probe wurden bei 10-facher Vergrößerung große, in geringer Anzahl auftretende Organismen aussortiert, z.B. größere Medusen, Krebse oder Fischlarven. Die Zählergebnisse der verschiedenen Unterproben wurden zum Gesamtvolumen der Probe hochgerechnet und mit den jeweiligen Filtermengen pro Planktonhol auf die Individuenzahlen pro m^3 umgerechnet.

Alle Tiere des Holo- und Meroplankton wurden sortiert, bestimmt und gezählt. Die Bestimmung erfolgte, mit Ausnahme der Copepoden, wenn möglich bis zur Art und in der Mehrzahl der verbleibenden Fälle bis zur Gattung.

4. Makrozoobenthos (Juvenile)

4.1. Besiedlungsexperiment

Versuchsaufbau

Standort des Besiedlungsexperiments war die Forschungsplattform "Nordsee" (FPN), die 1975 nordwestlich von Helgoland zu Forschungszwecken errichtet wurde. Eigentümer dieser Plattform ist die Bundesrepublik Deutschland, vertreten durch den Minister für Forschung und Technologie (BMFT). Betreiber ist die RF Reedereigemeinschaft Forschungsschiffahrt GmbH, Bremen. Die Plattform steht in 30 m Wassertiefe. Der Gründungskörper ist ein achteckiger, gefluteter Hohlkörper aus Stahlbeton mit ca. 70 m Durchmesser und 4 m Höhe (Abb.2).

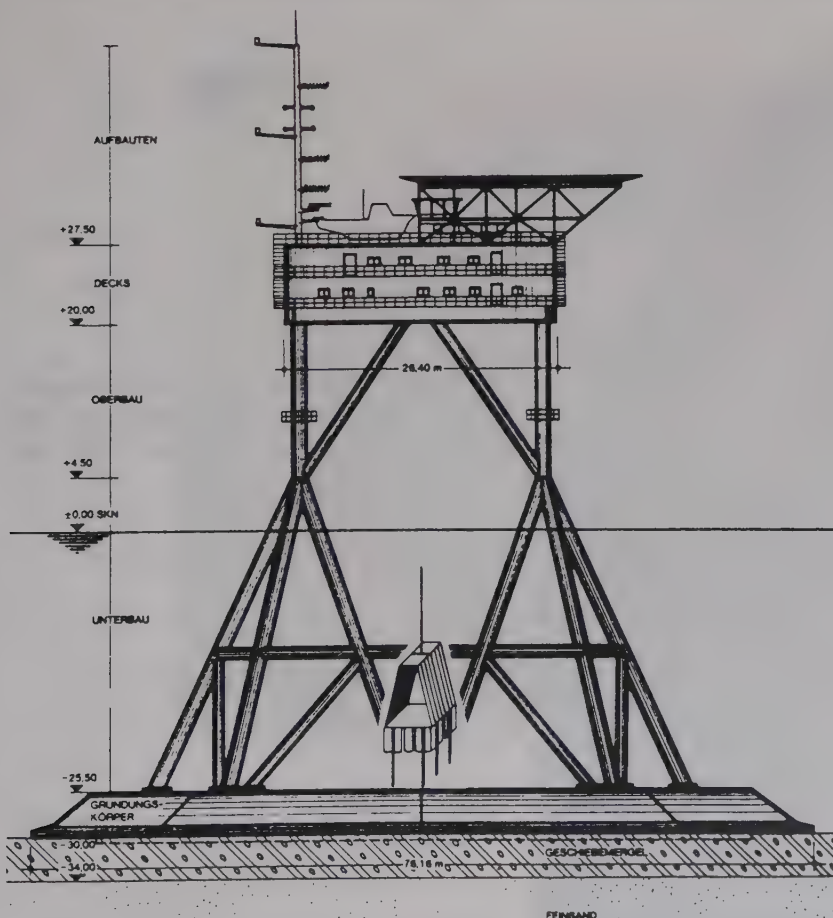


Abb. 2. Abmessungen der Forschungsplattform "Nordsee" (FPN) mit dem dort ausgebrachten Substratgestell (letzteres ist nicht maßstabsgetreu eingezeichnet).

Ein eigens für die Aufnahme der Versuchssubstrate in der Institutswerkstatt konstruiertes Gestell aus V4A-Stahl (Abb.3) wurde an der Plattform ausgebracht. Es hatte eine ständige Drahtseilverbindung mit einer Winde auf Deck der Plattform und wurde auf dem Gründungskörper abgestellt, so daß sich die Oberfläche der Substratbehälter etwa 5,5 m über dem eigentlichen Meeresboden befand. Ursprünglich war vorgesehen, das Gestell mit einem Nylonseil, das über eine an der Betonplatte befestigte Führungsrolle lief, gegen den Boden der Plattform festzuziehen. Diese Art der Befestigung erforderte die hohen, dünnen Beine des Gestells. Schon bei der ersten Probennahme stellte sich diese Methode jedoch als ungeeignet heraus, da das Nylonseil aus der Führungsrolle gerutscht war. Daraufhin wurde auf eine besondere Befestigung des Gestells am Boden der Plattform verzichtet. Es wurde aber darauf geachtet, daß das Drahtseil nach dem Abstellen des Gestells am Boden wieder gespannt war und so ein Kippen verhindert wurde. Obwohl im Dezember 1985 die Beine des Gestells während winterlicher Stürme abbrachen, wurde das Experiment ohne Unterbrechung fortgesetzt. Das Drahtseil wurde fortan soweit gefiert, bis das Gestell etwa 1 m über dem Gründungskörper frei hing.



Abb. 3. Gestell mit Versuchssubstraten und OTS-Sonde bei Probennahme an Deck der FPN.

Im oberen Teil des insgesamt 2,24 m hohen Gestells waren zur gleichen Zeit Substratkammern von Bakteriologen des Alfred-Wegener-Instituts (Helmke, E. & Weyland, H. Bremerhaven) ausgebracht, um den bakteriellen Abbau verschiedener biologischer Substrate zu untersuchen (s. Abb. 3). Die Versuchsfläche für die Makrofaunabesiedlung blieb jedoch durch die großen Abstände zwischen diesen Substratkammern offen und frei zugänglich für die Wasserbewegung und herantransportiertes Plankton.

In mittlerer Höhe des Gestells waren die Substratbehälter des Besiedlungsexperiments in 6 Reihen mit jeweils 5 Behältern angeordnet, so daß maximal 30 dieser Behälter gleichzeitig exponiert werden konnten. Die Versuchsbehälter waren aus roten PVC-Röhren (Trovidur®) konstruiert (Abb. 4). Sie stellen eine Weiterentwicklung von Behältern dar, wie sie Ende der 70er Jahre vom damaligen Institut für Meeresforschung Bremerhaven im Weser-Ästuar versuchsweise im Bereich einer *Lanice*-Massensiedlung ausgebracht worden waren. Die innere Röhre mit einer Querschnittsfläche von 22 cm^2 und einer Tiefe von 30 cm stellt die eigentliche Versuchsfläche dar.



Abb. 4.

Oberfläche eines Substratbehälters bei der Probennahme; exponiert vom 15.04. bis 15.08.1985.

Der äußere Ring mit einem Durchmesser von 12,7 cm erhebt sich 2 cm über den Rand der Innenröhre. Eine derartige Bauweise sollte die Versuchsfläche vor starker Erosion des Sediments schützen. Es wurde auf Grund der Ergebnisse in der Weser erwartet, daß turbulente Strömung, die zu Erosion des Sediments führt, vor allem am höheren, äußeren Rand entsteht (RACHOR, Bremerhaven, persönliche Mitteilung). Die innere Röhre sowie der äußere Ring der Behälter wurden randvoll mit dem Versuchssubstrat gefüllt. Zum Schutz der sich ansiedelnden Fauna vor größeren, vagilen Räubern waren die Behälter mit einem Fischnetz (1 cm Maschenweite) überspannt.

Versuchssubstrat

Die Substratbehälter waren gefüllt mit feinem, nicht ausgewaschenem Sand aus einer Kiesgrube. Der Sand wurde im Labor über 2000 µm gesiebt, um größeren Kies zu entfernen. Die Korngrößenverteilung wurde vor dem Ausbringen der Substrate bestimmt. Da die im ersten Jahr aus der Kiesgrube entnommene Sedimentmenge für das gesamte Experiment nicht ausreichte, mußte im zweiten Jahr erneut Sand entnommen werden, so daß die exponierten Sedimente in beiden Jahren eine etwas unterschiedliche Korngrößenzusammensetzung hatten.

Probennahme

Die Versuchsbehälter waren nicht zufällig auf den zur Verfügung stehenden Positionen des Gestells angeordnet. Behälter mit gleicher Expositionszeit waren annähernd gleichmäßig verteilt. Paarweise genommene Proben wurden von einer in der Mitte und einer am Rand gelegenen Position entnommen.

Vor der Exposition und zur Entnahme einzelner Versuchsbehälter wurde bei jeder Probennahme das gesamte Gestell bis auf die Höhe des untersten Decks der Plattform gehievt. Von dort aus konnten die Behälter schnell entnommen und durch neue ersetzt, sowie das Gestell gewartet, d.h. so gut es ging vom Aufwuchs befreit werden. Probennahmen wurden nur bei ruhiger See

durchgeführt, um Störungen wie das Ausspülen von Sediment insbesondere an der Wasseroberfläche möglichst gering zu halten. Die Substrate waren bei diesen Probennahmen selten länger als 2 Stunden der Luft ausgesetzt. Zum Schutz vor Austrocknung wurde die Oberfläche der Substrate mit gekühltem Seewasser ständig naß gehalten.

Zu Vergleichszwecken wurden am 06.08.1986 drei zusätzliche Behälter von Berufstauchern geborgen, die zu dieser Zeit Wartungsarbeiten an der Plattform durchführten. Alle 6 Behälter waren in der Zeit vom 24.07.86 bis 06.08.86 exponiert.

An Bord der Plattform wurden von den entnommenen Substratbehältern die oberen 5 cm des Sediments der inneren Röhre in 5%igem, mit Hexamethylentetramin gepuffertem Formaldehyd in Seewasser konserviert.

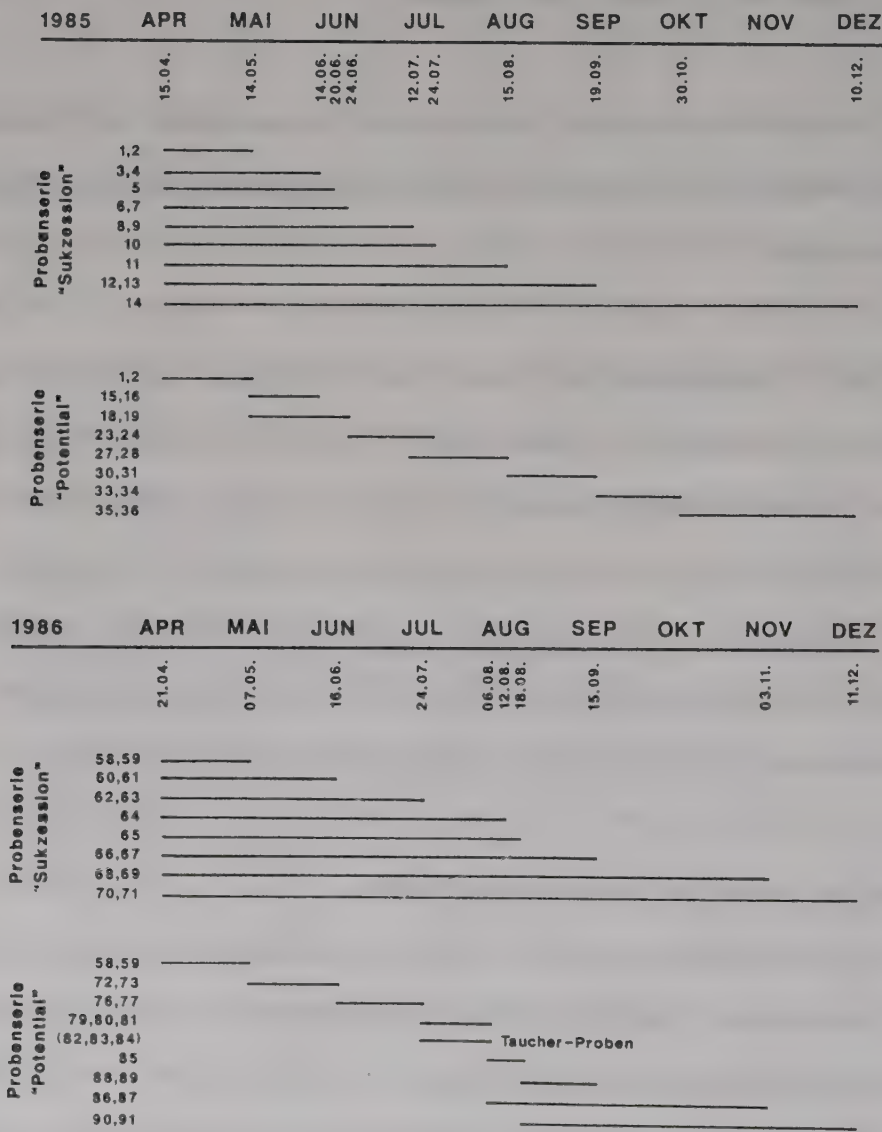
Generell wurden 2 Probenserien genommen (Tab.1). Die Serie "Sukzession" besteht aus Behältern, die im April 1985 bzw. 1986 exponiert wurden und in annähernd monatlichen Abständen bis Dezember geborgen wurden. Anhand dieser Serie soll der Verlauf der frühen Sukzession der Makrobenthos-Assoziation dokumentiert werden. Die Probenserie "Potential" setzt sich aus Behältern zusammen, die jeweils nur etwa einen Monat lang ausgebracht waren. Sie soll Aufschluß über das Besiedlungspotential im Verlauf des Experiments geben. Außerdem wurden 2 Behälter vom 10.12.1985 bis 26.03.1986 exponiert ("Winterprobe").

Anmerkungen zum Verlauf des Besiedlungsexperiments

Zwischen August und September 1985 und 1986 wurde das Gestell sowie die Versuchsbehälter und das sie überspannende Netz innerhalb kurzer Zeit von Kolonien der Hydrozoe *Tubularia* sp. bewachsen. Der starke Hydrozoenaufwuchs hielt bis zum Jahresende an. Außerdem siedelten sich im September 1985 Ascidien der Gattung *Ascidea* am Rand einiger Substratbehälter in z.T. großer Dichte an. Der Hartsubstratbewuchs wurde bei den Probennahmen jeweils so weit wie möglich entfernt.

Im September 1985 und Juni und November 1986 fiel eine Ansammlung von feinem Sedimentmaterial in den Behältern auf. Dabei handelte es sich im Frühsommer vor allem um Detritus (sedimentierte Phytoplanktonreste sowie Kotpillen von Copepoden), während resuspendierter Schlick den Hauptanteil im Herbst ausmachte.

Deutliche Lebensspuren in Form von Polychaetenröhren oder Löchern von Muschelsiphonen waren 1985 und 1986 erst ab August auf den Substraten mit bloßem Auge zu erkennen.



Tab. 1. Probenserien der experimentellen Substrate 1985 und 1986; Datum der Exposition und Entnahme sowie Probennummern der untersuchten Substratbehälter.

4.2. Vergleichstationen

Die Vergleichstationen (EUT, NE FPN) wurden mit dem FS "Victor Hensen" in annähernd monatlichen Abständen angefahren. Zur Untersuchung der juvenilen Makrofauna wurden pro Station je 2 Unterproben mit einem Meistecher (10 cm^2) aus je 2 van Veen- Backengreifern ($0,1 \text{ m}^2$) oder 2 Reineck-Kastengreifern ($0,017 \text{ m}^2$) genommen. Beide Unterproben wurden 5 cm tief ausgestochen und vereinigt, sodaß die beprobte Fläche pro Greifer mit 20 cm^2 in etwa der Versuchsfläche der Substratbehälter entsprach. Im April und Juni 1985 wurden die Unterproben aus beiden Greifern vereinigt, was einer Probenfläche von 40 cm^2 entsprach. Einzelheiten der Benthosprobennahmen an den Vergleichstationen sind der Tab.A2 im Anhang zu entnehmen.

Die Benthosproben wurden an Bord des Schiffes ebenfalls in 5%igem, mit Hexamethylentetramin gepuffertem Formaldehyd in Seewasser fixiert.

4.3. Bearbeitung der Benthosproben Im Labor

Die fixierten Benthosproben wurden mit Bengalrosa angefärbt und die Organismen mittels einer modifizierten Boisseau-Apparatur extrahiert (HOLME & MCNTYRE 1984, S.227). Dazu wurde die Probe in einen 1l Scheidetrichter gegeben, der an eine Wasserleitung angeschlossen war. Das Sediment wurde mit wohl dosiertem Wasserdruck etwa 30 Minuten lang aufgewirbelt und durchspült. Der Überlauf mit den Organismen wurde über $100 \mu\text{m}$ Gaze gefiltert.

Die Methode arbeitet nicht quantitativ für juvenile Makrofauna. Nur die frühen postlarvalen Stadien wurden extrahiert. Das im Scheidetrichter verbleibende Sediment wurde daher über einen Siebsatz, bestehend aus Sieben von 500 , 250 und $125 \mu\text{m}$ Maschenweite gewaschen. Die größeren, mit der Boisseau-Methode nicht extrahierten Jungtiere sammelten sich auf den beiden gröberen Sieben. In der $125 \mu\text{m}$ -Fraktion fanden sich keine Jungtiere mehr. Der Vorteil der Boisseau-Methode liegt vor allem darin, feine Sedimentanteile ($<100 \mu\text{m}$) vorsichtig auswaschen und die Organismen in den getrennten Sedimentfraktionen leichter sortieren zu können.

Alle juvenilen oder adulten Tiere der Makrofauna wurden sortiert, wenn möglich bis zur Art bestimmt und gezählt. Für viele Arten der Makrofauna stehen nur Beschreibungen der adulten und larvalen Merkmale zur Verfügung, so daß die Bestimmung der postlarvalen Übergangsstadien z.T. daraus abgeleitet werden mußte.

Vertreter der häufigen Arten wurden an einem Stereomikroskop vermessen. Dies geschah mit Hilfe eines Okularmikrometers oder eines von der Fa. Al Tektron (Meerbusch) entwickelten elektronischen Bildanalyse-Programms ("VIDS-Programm"). Bei den Muscheln wurde die maximale Schalenlänge gemessen. Individuen mit weniger als 1 mm Schalenlänge wurden auf 25 µm und solche mit mehr als 1 mm Schalenlänge auf 50 µm vermessen. Bei den Polychaeten wurde die Körperlänge bestimmt und z.T. zusätzlich die Segmente gezählt. Durch das schonende Spülen der fixierten Proben waren die Polychaeten oft noch vollständig erhalten. Bei *Pectinaria koreni* wurde die Breite der Kopfplatte gemessen, bei den Ophiuroiden der Durchmesser der Körperscheibe und bei *Echinocardium cordatum* die Länge der Tiere.

5. Auswertung des Datenmaterials

5.1. Parameterfreie Statistik

Paarweise genommene Benthosproben, d.h. Proben aus zwei Greifern von einer Station oder zwei Substratbehältern gleicher Expositionszeit, wurden mit dem Vorzeichen-Rang-Test von Wilcoxon (SACHS 1984, S.244-246) verglichen. Dieser Test gilt als optimal für den Vergleich zweier verbundener Stichproben bei nicht normal verteilten Differenzen. Seine Effizienz liegt bei 95%. Der Test prüft folgende Nullhypothese: Die Differenzen paarig angeordneter Beobachtungen (hier: Individuendichten der Arten) sind symmetrisch mit dem Median gleich Null verteilt. Wird H_0 abgelehnt, so liegen beiden Stichproben unterschiedliche Verteilungen zugrunde. Die Nullhypothese wird auf dem 5% Signifikanzniveau verworfen.

Die Proben der von Tauchern entnommenen 3 Substratbehälter wurden im Friedman-Test mit Proben von 3 Behältern verglichen, die auf die im Experiment übliche Weise entnommen wurden. Der verteilungsunabhängige Friedman-Test (SACHS 1984, S.422-425) vergleicht Rangzahlen mehrerer abhängiger Stichproben in einer zweifachen Varianzanalyse. Die Nullhypothese lautet: Die unterschiedlichen Probennahmen führen zu keinen veränderten Abundanzen; sämtliche Proben entstammen einer gemeinsamen Grundgesamtheit. Die Nullhypothese wird auf dem 5% Signifikanzniveau verworfen.

Beide Tests wurden auf einem IBM Personalcomputer mit dem Statistikpaket "Statpak" (Fa. Northwest Analytical Inc., Portland) durchgeführt.

5.2. Arten-Diversität

Die Diversität des Meroplankton und der juvenilen Makrofauna wird anhand von Diversitätsindices sowie Rang-Häufigkeitsverteilungen dokumentiert. Zwei aus der Informationstheorie stammende Diversitätsindices wurden berechnet, nämlich der Shannon-Wiener-Index und der Brillouin-Index (s. PIELOU 1975, S.8 und 10):

- Der Shannon-Wiener-Index (H') wurde für die Planktonproben (nur für das Meroplankton) und die Benthosproben der Vergleichstationen berechnet als

$$H' = -\sum \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}$$

Dabei ist N die Gesamtindividuenzahl der Probe und n_i die Individuenzahl der i -ten Art für $i = 1, \dots, S$ mit S gleich der Artenzahl.

Als Maß für die Gleichmäßigkeit der Verteilung der Individuen auf die Arten wird die Evenness oder Äquität (J') ebenfalls angegeben. Sie berechnet sich nach PIELOU (1975, S.14-17) als

$$J' = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\ln S}$$

- Während eine Greiferprobe immer eine Unterprobe aus einer größeren Benthosassoziation darstellt, handelt es sich bei den Daten der Benthosproben der diskreten, experimentellen Substrate um komplette Zählungen der Organismen. Für solche Daten, im Englischen "collection data" genannt, wird der Brillouin-Diversitätsindex (H) berechnet. Die Gleichung lautet:

$$H = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

Die Äquität (J) ergibt sich entsprechend als:

$$J = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{H}{\ln S}$$

Rang-Häufigkeitsverteilungen geben mehr Informationen über die Diversität als numerische Indices (FRONTIER 1985). In Diagrammen werden die Individuendichten der Arten gegen deren Rang in der Reihenfolge von der häufigsten zur seltensten Art in doppelt logarithmischer Darstellung aufgetragen. Form und Steigung der Kurven sind ein Maß für die Arten-Diversität. Rang-Häufigkeitsverteilungen wurden u.a. angewendet, um die Sukzession von Plankton- und Benthosgemeinschaften zu beschreiben (MAY 1980 S.140-141, FRONTIER 1985).

Nach FRONTIER (1985) stellt sich der Verlauf einer Sukzession in Rang-Häufigkeitsverteilungen schematisch wie folgt dar (s.Abb.5):

Im frühen Stadium der Pionier-Gemeinschaft (1.Stadium) zeigt die Kurve wegen der Dominanz von ein oder zwei Arten einen konkaven Verlauf. Mit fortschreitender Sukzession gewinnen eine Vielzahl ökologischer Einflüsse an Bedeutung. Die zunehmende Diversität der Gemeinschaft wird deutlich in dem Abflachen der Kurve aufgrund des Zuwachses an Arten und der gleichmäßigeren Verteilung der Individuen auf die einzelnen Arten (2.Stadium). Im 3. Stadium steigt die Kurve wieder leicht an, was eine geringe Abnahme der Diversität bedeutet. Diese Phase stellt möglicherweise die beginnende Reifung der Gemeinschaft dar. Im rechten Teil der Kurven ist immer ein steiler Abfall festzustellen, der die seltenen Arten repräsentiert.

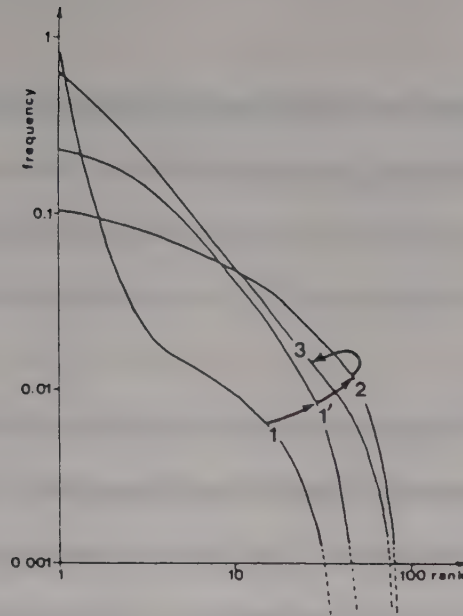


Abb. 5. Schematische Darstellung einer Sukzession durch Rang-Häufigkeitsverteilungen in doppelt logarithmischer Darstellung (nach FRONTIER 1985):
1 = "Pionier-Gemeinschaft"
2 = Stadium mit maximaler Diversität
3 = Beginnende Reifung der Gemeinschaft bei etwas geringerer Diversität.

Rang-Häufigkeitsverteilungen wurden für das Meroplankton und die juvenile Makrofauna der experimentellen Substrate und der Vergleichstationen gezeichnet. Für die Benthosprobenpaare werden mittlere Rang-Häufigkeitsverteilungen gezeigt, wenn beiden Proben keine signifikant unterschiedlichen Verteilungen zugrunde lagen. Wiesen zwei Proben signifikante Unterschiede im Wilcoxon-Test auf, so werden Rang-Häufigkeitsverteilungen für jede dieser Benthosproben präsentiert.

5.3. Multivariate Verfahren der Klassifikation (Clusteranalyse, TWINSpan) und Ordination (DECORANA)

Diese multivariaten Verfahren sollen der "objektiveren" Beschreibung der Ergebnisse beziehungsweise ihrer besseren Reproduzierbarkeit dienen. Die Verfahren wurden häufig angewendet, um Stationen innerhalb eines Untersuchungsgebiets hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung zu vergleichen und auf der Grundlage der ermittelten Ähnlichkeiten zu gruppieren (Klassifikation) bzw. entlang eines Gradienten anzuordnen (Ordination). In der vorliegenden Arbeit wird mit Hilfe der Klassifikation die Abfolge unterschiedlicher Stadien oder

Phasen der Ansiedlung und Sukzession im Jahresverlauf dokumentiert. Im DECORANA-Verfahren werden die Proben beider Jahre miteinander verglichen.

Clusteranalyse

Die Clusteranalyse ist in einer Reihe von Arbeiten beschrieben (u.a. STEINHAUSEN & LANGER 1977, GAUCH 1982). Ein agglomerativ-hierarchisches Clusteranalyse-Verfahren wurde mit dem Programm "CLUST" von D. Piepenburg (Institut für Polarökologie, Kiel) an einem IBM Personalcomputer durchgeführt. Die Vorgehensweise läßt sich vereinfacht folgendermaßen darstellen:

Zunächst wird eine zweidimensionale Datenmatrix erstellt. Darin stellen die Spalten die zu gruppierenden Objekte (hier: Proben) und die Zeilen deren Attribute (hier: Arten) dar. Die in der Matrix enthaltenen Werte (hier: Individuenzahlen pro 0.1 m^2) charakterisieren die Objekte hinsichtlich ihrer Attribute. Wegen der großen Schwankungsbreite erfolgt meist eine Transformation der Daten. In dieser Arbeit wurde die Analyse mit prozentnormierten Werten durchgeführt, d.h. die Individuenzahlen der Arten wurden auf die prozentualen Anteile an der Gesamtindividuenzahl der jeweiligen Proben umgerechnet. Die eigentliche Clusteranalyse erfolgt in zwei Schritten:

1. Bei dem Vergleich aller möglichen Objektpaare werden Ähnlichkeits- bzw. Distanzmaße ermittelt und daraus eine Matrix erstellt. Als Ähnlichkeits- bzw. Distanzmaße stehen eine Vielzahl qualitativer und quantitativer Koeffizienten zur Verfügung. Da quantitative Daten vorlagen und diese einen höheren Informationsgehalt haben, wurde der Bray-Curtis Index (BRAY & CURTIS 1957) als quantitativer Koeffizient ausgewählt.
2. Der zweite Schritt der Clusteranalyse ist die Gruppierung oder Klassifikation der Objekte auf der Grundlage der erstellten Ähnlichkeits- bzw. Distanzmatrix. Dabei werden möglichst homogene Gruppen oder Cluster gebildet, so daß die Proben innerhalb eines Clusters große Ähnlichkeit und die Proben unterschiedlicher Cluster geringe Ähnlichkeit aufweisen. Auch bei der Klassifikation stehen mehrere Verknüpfungsstrategien zur Auswahl, die bei den agglomerativ-hierarchischen Verfahren die Objekte sukzessiv in Cluster höherer Ordnung gruppieren. In

dieser Arbeit wurde das "complete-linkage"-Verfahren durchgeführt (STEINHAUSER & LANGER 1977, S.78), das relativ deutlich abgegrenzte Cluster lieferte.

Die Ergebnisse der Clusteranalysen werden in Form von Dendrogrammen dargestellt. Der in den Dendrogrammen angegebene cophenetische Index (CI) ist ein Maß für die Güte der Analyse.

Die Beschreibung macht deutlich, daß die Clusteranalyse eines Datensatzes mit einer Vielzahl möglicher Transformationen, Distanzmaße und Klassifikationsverfahren durchgeführt werden kann. In Abhängigkeit von den verwendeten Methoden haben sich unterschiedliche Gruppierungen der Proben ergeben, so daß eine objektive Interpretation der Ergebnisse erschwert wird (s. auch PIEPENBURG 1988). Wegen dieser Problematik bei der Clusteranalyse werden im Anhang der vorliegenden Arbeit die Dendrogramme gezeigt, die mit den o.g., gebräuchlichsten Verfahren erstellt wurden und die gut abgegrenzte Cluster ergaben.

TWINSPAN ("two-way indicator species analysis")

Im Gegensatz zu den agglomerativ-hierarchischen Clusteranalyse- Verfahren (s.o.) handelt es sich bei TWINSPAN um ein divisiv-hierarchisches Verfahren, bei dem die Menge der Objekte sukzessiv in kleinere Gruppen zerlegt wird. Das Programm TWINSPAN ist ausführlich bei HILL (1979a) und GAUCH (1982, S.201-203) beschrieben. Das Ergebnis der TWINSPAN-Analyse ist eine geordnete, zweidimensionale Datenmatrix, die die Beziehungen zwischen Arten und Proben möglichst übersichtlich wiedergibt. TWINSPAN liefert außerdem einen "Schlüssel" zu der Klassifikation der Proben, indem es einen oder mehrere s.g. "Indikatorarten" identifiziert, an denen die einzelnen Teilungsschritte am deutlichsten erkennbar werden.

Die Vorgehensweise von TWINSPAN läßt sich vereinfacht folgendermaßen darstellen:

1. Eine primäre Ordination der Proben wird mit der Methode des "reciprocal averaging" (=RA; s.GAUCH 1982, S.144-152) durchgeführt. Beim RA werden durch Iteration simultan "Proben-" und "Artenwerte" (im Englischen: "sample scores" und "species scores") berechnet, die auf einem Gradienten angeordnet werden: Zuerst werden den Arten willkürlich "Artenwerte"

zugeteilt. Dann werden "Probenwerte" definiert, so daß jeder "Probenwert" den Mittelwert der "Artenwerte" derjenigen Arten darstellt, die in der Probe vorkommen. Diese Mittelwerte sind gewogene Mittel mit dem Gewicht proportional zur Abundanz jeder Art. In dem 2. Iterationsschritt werden aus den errechneten "Probenwerten" wieder "Artenwerte" berechnet, so daß der "Wert" jeder Art den Mittelwert der "Werte" der Proben darstellt, in denen die Art vorkommt. Es werden so viele Iterationen durchgeführt, bis sich die "Artenwerte" nicht mehr signifikant verändern. Die resultierende Ordination der Arten ist unabhängig von den anfangs willkürlich zugeteilten "Artenwerten". Eine daran anschließende Iteration liefert dann die "Probenwerte" für die primäre Ordination .

2. In der Mitte der ersten Ordinationsachse werden die Proben in zwei Gruppen unterteilt.
3. Es werden "Differentialarten" (im Englischen: "differential species") identifiziert, die bevorzugt an dem einen ("positiven") oder anderen ("negativen") Extrem der Ordinationsachse auftreten.
4. Auf der Grundlage dieser "Differentialarten" wird die Ordinationsachse dann an einem Punkt geteilt, so daß sich eine "positive" und eine "negative" Probengruppe ergeben.

Die Idee der "Differentialarten" ist zunächst qualitativ. Da TWINSpan jedoch mit quantitativen Daten arbeitet, wird ein quantitatives Äquivalent eingeführt, die s.g. Pseudoart (im Englischen: "pseudospecies"). Dazu werden die Abundanzwerte der Arten in Klassen unterteilt (in der hier durchgeführten Analyse: 1=1-10, 2=10-100, 3=100-1000, 4=1000-10000, und 5=10000-100000 Ind./0,1 m²). Jede vorkommende Art (X) hat dann also 5 Pseudoarten; z.B. hat die Pseudoart "X3" 100 bis 1000 Individuen in der Probe.

Die TWINSpan-Analyse wurde an dem VAX Kleincomputer des Alfred-Wegener-Instituts, Bremerhaven, durchgeführt. Die Ergebnisse der Analysen sind als Dendrogramme im Anhang mit der Angabe der "Indikatorarten" zusammengefaßt.

DECORANA ("detrended correnspondance analysis")

DECORANA gehört zu den Ordinationsverfahren, deren generelles Ziel es ist, eine multidimensionale Punktwolke effizient auf wenige Dimensionen zu reduzieren, um so vom menschlichen Auge und Verstand erfaßt werden zu können. Mit diesem Verfahren werden die in dem multidimensionalen Raum angeordneten Proben und/oder Arten auf eine oder mehrere Ordinationsachsen projiziert. In einem daran anschließenden Korrelationsverfahren können die diesen Anordnungen wahrscheinlich zugrundeliegenden Gradienten der Umweltparameter getestet werden. DECORANA ist ein verbessertes Verfahren des "reciprocal averaging" (= RA; Synonym für "correspondance analysis") von HILL (1979b). Nach GAUCH (1982, S.144-160) ist DECORANA ein effektives und robustes Ordinationsverfahren und eignet sich besonders für sehr heterogene Datensätze.

Die Vorgehensweise von DECORANA läßt sich vereinfacht folgendermaßen darstellen:

1. Die erste Ordination der Proben wird wie beim RA berechnet (s.o.). Die Ordinationsachse wird allerdings neu skaliert, so daß ein gleichmäßiges Turnover der Arten entlang des Gradienten resultiert. Die Skaleneinheit der Distanz auf der Ordinationsachse wird als "Standardabweichung" (= sd) bezeichnet. In guter Näherung entspricht eine Distanz von 4 sd auf dieser Achse einer Distanz, über die eine Art erscheint, die Abundanz nach der Gauss'schen Verteilung zu- und wieder abnimmt und die Art danach verschwindet. Proben, die eine Distanz von mehr als 4 sd aufweisen, haben i.A. keine Arten gemeinsam. In den vorliegenden Ergebnissen wurde diese Einheit mit dem Faktor 100 multipliziert (d.h. 100 Skaleneinheiten = 1 sd).
2. Die 2. und weitere, höhere Achsen werden durch jeweils die gleichen Iterationsschritte berechnet, d.h. aus den "Probenwerten" werden neue "Artenwerte" und daraus wieder neue "Probenwerte" berechnet. Allerdings werden die "Probenwerte" dieser Achsen neu justiert (im Englischen: "detrending"), so daß sie keine systematische Beziehung zur ersten Achse aufweisen.

Die Anordnung der Proben entlang den Ordinationsachsen spiegelt die der Verteilung der Arten zugrundeliegenden Gradienten der Umweltparameter wieder. Im allgemeinen erlauben nur die zuerst berechneten Ordinationsachsen mit hohem Eigenwert Rückschlüsse auf bedeutsame Umweltparameter.

In den Ergebnissen dieser Arbeit wurden die "Probenwerte" der 2. Achse ("DCA2") gegen die Werte der 1. Achse ("DCA1") aufgetragen. Anhand dieser Punktwolken und den Ergebnissen der Klassifikationsverfahren werden die Proben in Gruppen oder Phasen der Ansiedlung und Sukzession im Jahresverlauf eingeteilt. Die Ordination wird außerdem dahingehend interpretiert, ob die Anordnung der Proben auf den Ordinationsachsen im Jahresgang mit saisonalen Änderungen von Umweltparametern einhergeht. Dazu wurde die Ordination der Benthosproben mit dem Jahresgang der Temperatur und dem Larvenangebot im Spearmanschen Rang-Korrelationstest korreliert (SACHS 1984, S.308-312). Die Anwendung von Korrelationstests ist allerdings problematisch, da einerseits biotische Faktoren schwieriger quantifizierbar sind als abiotische Faktoren, und andererseits anzunehmen ist, daß sich der Einfluß der Umweltparameter bei zeitlichen Probenserien ändert.

Auch mit den Daten des Meroplankton wurde eine TWINSpan- und eine DECORANA-Analyse durchgeführt.

E. ERGEBNISSE

1. Hydrographische Parameter

Strömung

Die Strömungsgeschwindigkeit ist im wesentlichen von den Gezeiten im Seegebiet der FPN beeinflusst. Die mit dem Gezeitenstrom auftretenden Strömungsmaxima erreichten im Beobachtungszeitraum Mai/Juni 1985 im Mittel Stärken von etwa 25 cm/s. Es wurden keine großen Abweichungen von den regelmäßigen Schwankungen festgestellt. Minima und Maxima des Gezeitenstroms waren 2 und 33 cm/s.

Jahresgang der Temperatur

Die Abb.6 zeigt den Jahresgang der Temperatur in den Jahren 1985 und 1986 an der FPN gemessen in 5 und 19 m Wassertiefe. In beiden Jahren wurden Minima der Wassertemperatur Ende Februar bis Anfang März und Maxima Ende August bis Anfang September erreicht. Im März 1986 war die Temperatur mit Werten unter 0°C deutlich niedriger als im März 1985. Während sich 1985 eine Schichtung von Mitte Mai bis 21. Juli aufbaute, trat 1986 die Periode mit vertikal geschichtetem Wasser einen Monat später auf, nämlich vom 21. Juni bis 6. August. Die Temperatur am Boden stieg 1986 infolge der erst später einsetzenden Schichtung des Wassers schneller an als 1985, so daß im Juni das Bodenwasser bereits eine Temperatur von 11,5°C erreicht hatte gegenüber nur etwa 8°C im Juni 1985. 1985 kam es erst Ende Juli durch das Aufbrechen der thermischen Schichtung zu einem starken Anstieg der Bodenwassertemperatur auf 13,5°C. Die Ende August bis Anfang September erreichten Temperaturmaxima sind mit etwa 16,5°C in beiden Jahren gleich hoch. Die Temperaturen nahmen zum Jahresende 1985 schneller ab als 1986.

Die von Bord des FS "Victor Hensen" gemessenen Wassertemperaturen an den Vergleichsstationen zeigen einen damit übereinstimmenden Jahresgang. Lediglich die tiefer

gelegene Station EUT wies im März bzw. April höhere Temperaturen auf, worin sich der Einfluß des im Winter wärmeren Nordseebodenwassers an dieser Station widerspiegelt.

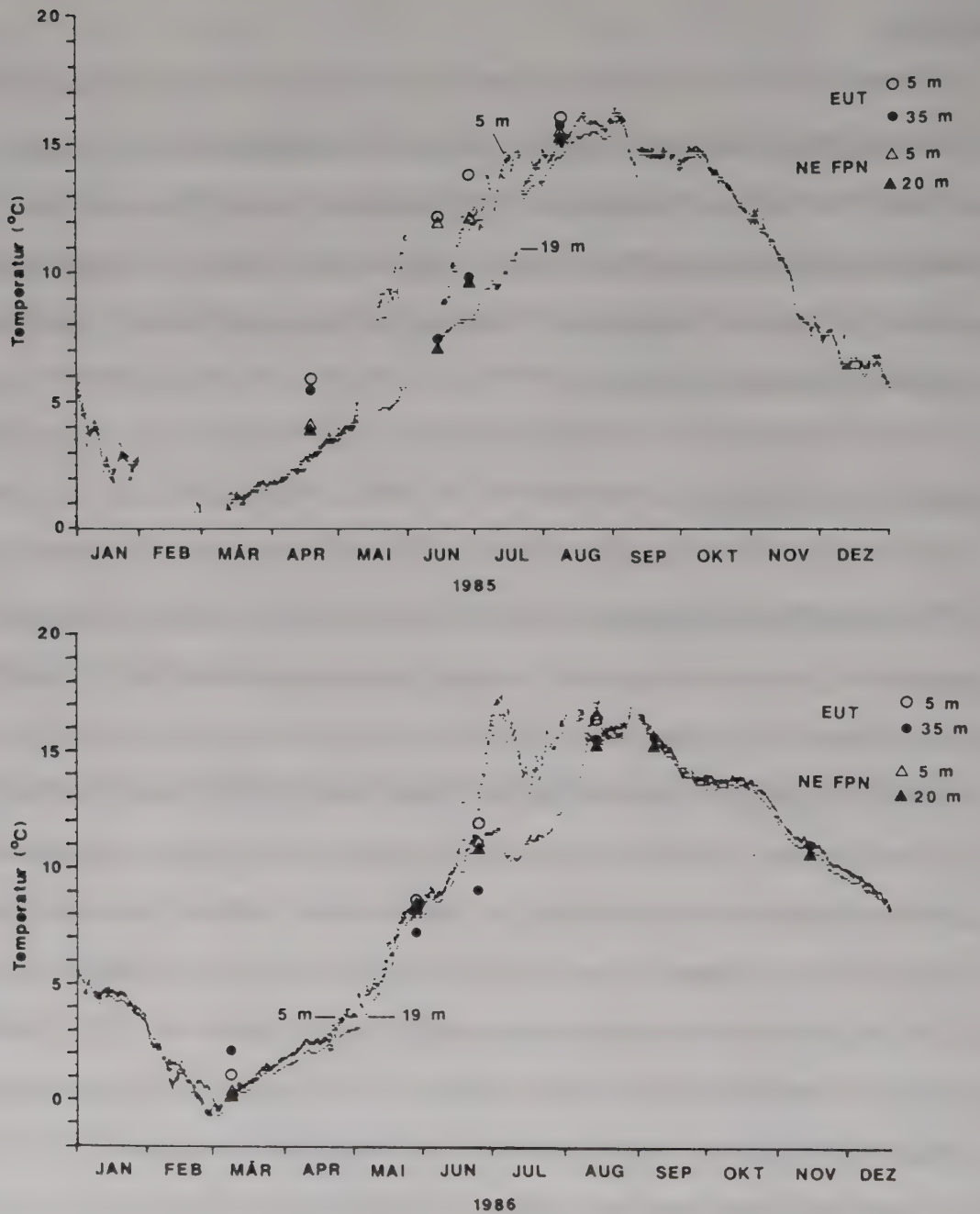


Abb. 6. Jahresgang 1985 und 1986 der Wassertemperaturen an der FPN in stündlichen Werten gemessen in 5 m und 19 m Wassertiefe (Daten des DHI, Hamburg). Die an den Vergleichsstationen während der Probennahmen gemessenen Werten sind mit den entsprechenden Symbolen eingetragen.

Die Temperaturunterschiede zwischen dem Oberflächen- und Bodenwasser in der Zeit vertikaler Schichtung betrugen in beiden Untersuchungsjahren etwa 2 bis 3°C. Die Schiffsmessungen zu dieser Zeit ergaben Salzgehaltsunterschiede von 1,4 bis 2,8 ‰ an den Stationen W FPN und NE FPN. Es zeigt sich, daß 1985 die Bodenwassertemperatur parallel zur Erwärmung des Oberflächenwassers anstieg, was auf eine Zumischung des Oberflächenwassers bzw. von Wärme zum Tiefenwasser hinweist. Im Gegensatz dazu stagnierte die Erwärmung des Bodenwassers nach dem Aufbau der Schichtung 1986. Neben einem höherem Wärmeeintrag bei ruhigerer Wetterlage trug wahrscheinlich auch die Advektion von kälterem und salzreicherem Nordseebodenwasser zu einer Stabilisierung des Dichtegradienten 1986 bei. Sie führte Anfang Juli zu der Temperaturerniedrigung von etwa 1°C.

Temperatur, Salzgehalt und gelöster Sauerstoff im Bodenwasser der FPN

Die Abb. 7 und 8 zeigen die Hoch- und Niedrigwasserwerte dieser Parameter aus den das Experiment begleitenden Messungen in den Sommermonaten 1985 und 1986. Die Lücken in beiden Datensätzen sind auf Sondenausfälle zurückzuführen. Die Schwankungen der Meßwerte im Gezeitenrhythmus sind in der Regel gering. Sowohl die vom DHI gemessenen Temperaturen (s.Abb.6) als auch die an den Vergleichsstationen während der Probennahmen registrierten Temperatur-, Salzgehalts- und Sauerstoffwerte (s.Tab.A3 im Anhang) stimmen relativ gut mit den Meßwerten an der FPN überein.

1985 erfaßt der Beobachtungszeitraum nur die letzte Hälfte der Periode mit vertikal geschichtetem Wasser (Abb.7). In dieser Zeit, d.h. bis zum 21.07., stieg die Bodenwassertemperatur bis etwa 12°C an, und der Sauerstoffgehalt sank bis 6,6 mg/l (74% Sättigung). Nach dem Aufbrechen der Schichtung stiegen die Temperatur und der Sauerstoffgehalt rasch an.

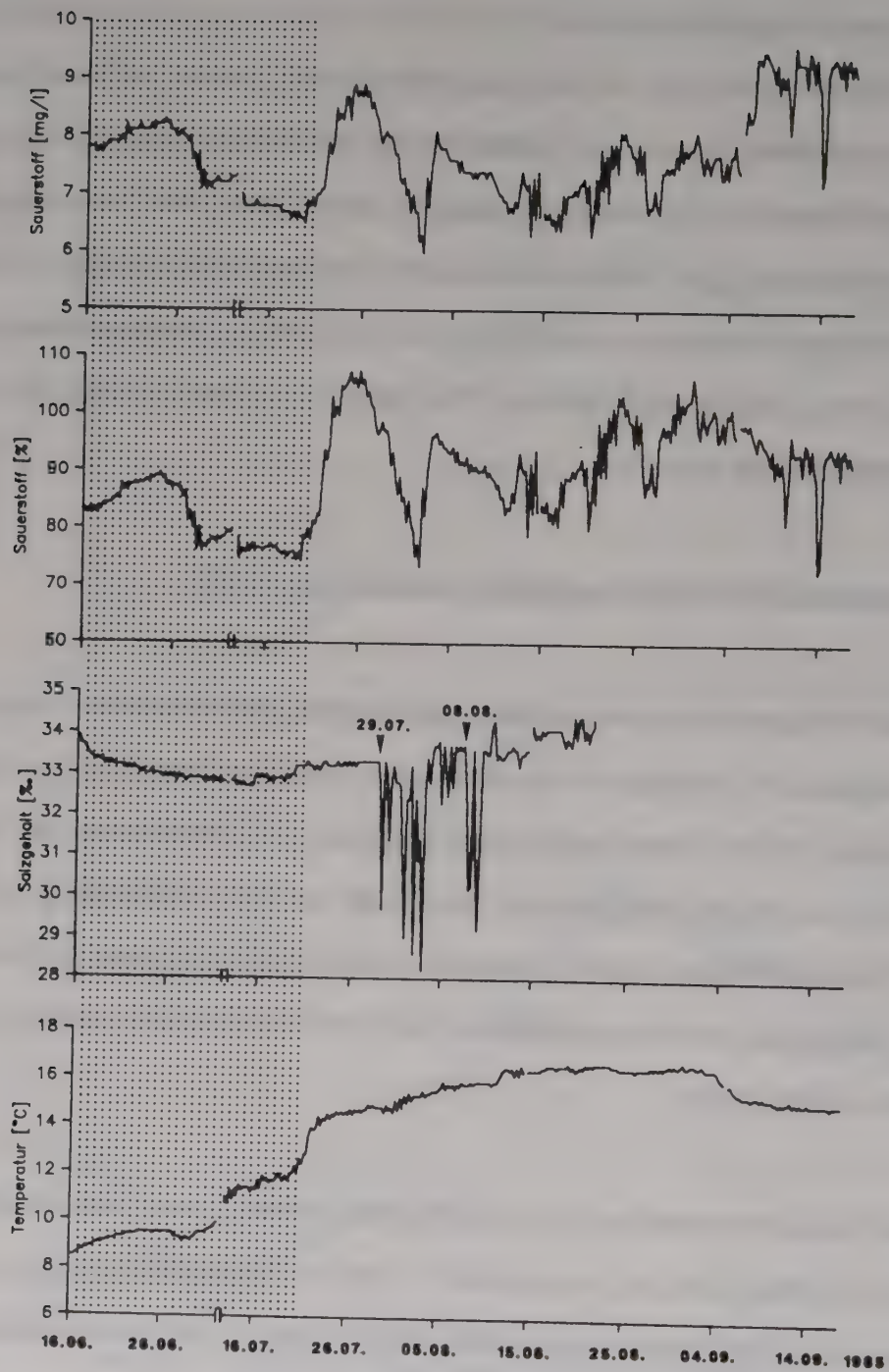


Abb. 7.

Temperatur, Salzgehalt und gelöster Sauerstoff im Bodenwasser an der FPN vom 16.06. bis 21.09.1985; aufgetragen sind die Hoch- und Niedrigwasserwerte. Die gerasterte Fläche stellt die Periode mit vertikal geschichtetem Wasser dar.

Vom 29.07. bis 04.08. und vom 08. bis 09.08. wurden starke Salzgehaltsschwankungen registriert, als sich salzarmes Küstenwasser (<30 ‰) bis in den Bereich der FPN vorschob. Der Beginn dieser Ereignisse kündigte sich mit dem Durchgang einer Salzgehaltsfront an (Tab.2), wobei der Salzgehalt innerhalb von 1,5 Minuten um 3,6 bzw. 4,4 ‰ sank. Die folgenden starken Salzgehaltsschwankungen sind wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß diese Fronten durch die Gezeitenströme an der FPN hin- und her bewegt und die Wasserkörper z.T. vermischt wurden. Temperatur und Sauerstoffgehalt änderten sich bei diesen Frontendurchgängen nicht oder nur geringfügig. Allerdings sank der Sauerstoffgehalt während des ersten, 5 Tage andauernden Vorstoßes von Küstenwasser auf 6 mg/l (73% Sättigung). Die Werte schwankten bis zum Ende der Messungen zwischen 7 und 9 mg/l (80 bis 100% Sättigung).

Tab. 2. Besondere hydrographische Ereignisse während der Dauermessung im Bodenwasser an der FPN vom 16.06. bis 19.09.1985. Sprunghafte Änderungen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Meßwerten (Abstand der Messungen etwa 1,5 Minuten) sind mit einem dicken Pfeil gekennzeichnet.

Datum	Uhrzeit	Temperatur [°C]	Salzgehalt [‰]	Sauerstoff [mg/l]
29.07.85 bis 04.08.85	04 ³⁶	14,9 ➡ 14,9	33,3 ➡ 29,7 variiert von 28,0 bis 33,2	8,01 ➡ 8,19
04.08.85	03 ¹⁰	15,3 ➡ 15,3	32,2 ➡ 33,3	7,77 ➡ 7,72
08.08.85 bis 09.08.85	06 ⁰⁵	15,9 ➡ 15,9	32,0 ➡ 27,6 variiert von 27,7 bis 33,6	7,45 ➡ 7,65
09.08.85	20 ⁴⁸	15,8 ➡ 15,8	31,1 ➡ 33,6	7,32 ➡ 7,21

1986 stieg die Bodenwassertemperatur bis zum Aufbau der thermischen Schichtung bis etwa 11°C an (Abb.8). Nach dem Aufbau der thermischen Schichtung verlangsamte sich der Temperaturanstieg im Bodenwasser, und der Sauerstoffgehalt nahm deutlich ab.

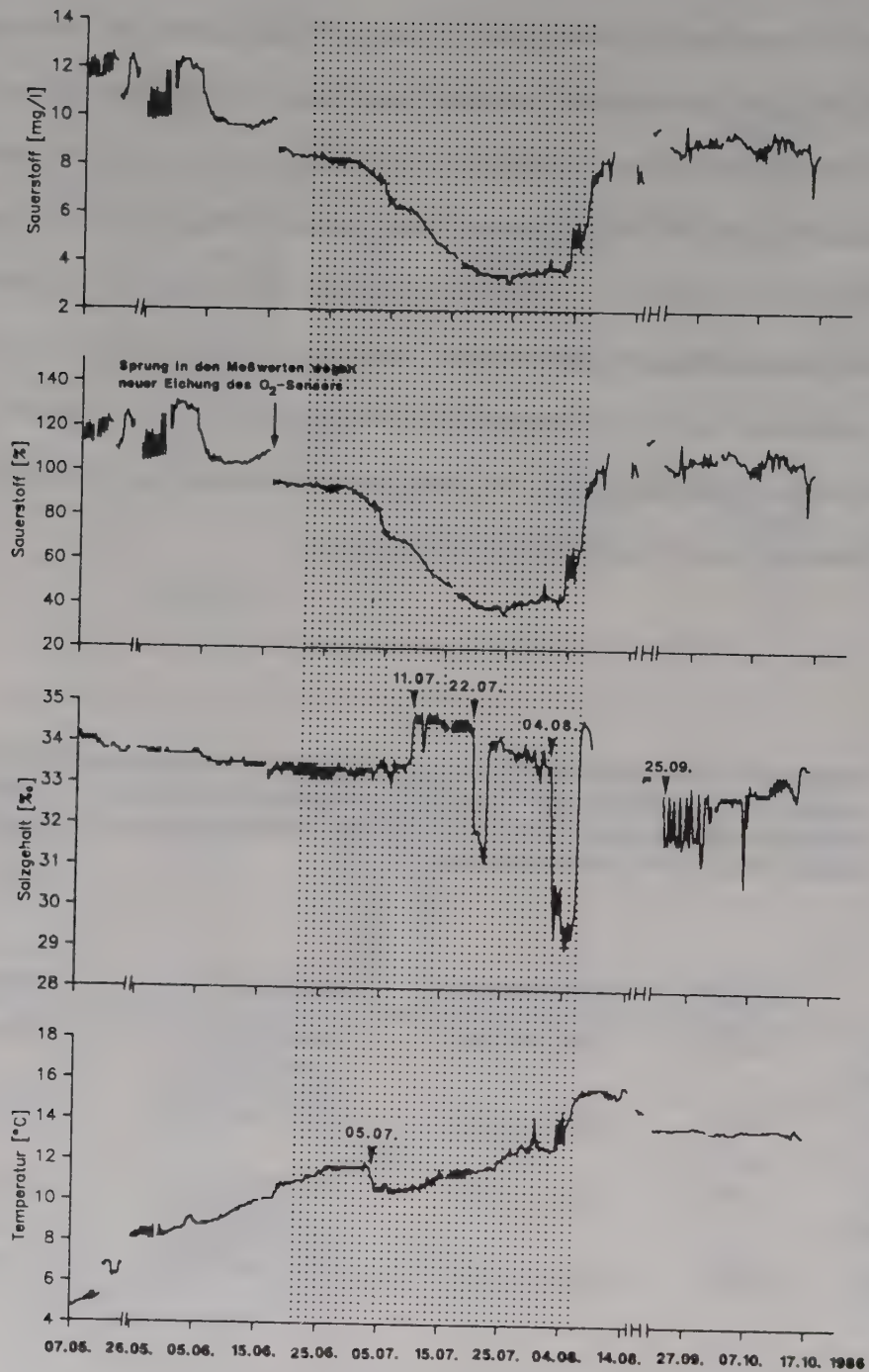


Abb. 8.

Temperatur, Salzgehalt und gelöster Sauerstoff im Bodenwasser an der FPN vom 07.05. bis 19.10.1986; aufgetragen sind die Hoch- und Niedrigwasserwerte. Die gerasterte Fläche stellt die Periode mit vertikal geschichtetem Wasser dar.

In der Zeit mit vertikal geschichtetem Wasser fallen drei Ereignisse auf (Tab.3). Am 05.07. sank die Temperatur innerhalb weniger Stunden um ca. 1°C, als kälteres Nordseebodenwasser die FPN erreichte. Der eigentliche Vorstoß von Nordseewasser zeichnet sich dann am 11.07. ab, als sich der Salzgehalt sprunghaft von 33,7 auf 34,6 ‰ erhöhte. Gleichzeitig beschleunigte sich die Abnahme des Sauerstoffgehalts, so daß die Werte am 22.07. unter 3,5 mg/l (40% Sättigung) sanken. Der Sauerstoffgehalt erreichte ein Minimum von 3,1 mg/l (35,8%) am 26.07. und stieg bis zum Aufbrechen der Schichtung kaum mehr an (bis etwa 3,9 mg/l oder 44%). Am 22. und 24.07. und am 04. und 09.08. wurden wieder Durchgänge von Salzgehaltsfronten im Bodenwasser registriert. Bei beiden Ereignissen schob sich salzarmes Küstenwasser (<30 ‰) bis in den Bereich der FPN vor. Vom 25.09. (oder eher) bis 03.10. wurde das Bodenwasser an der FPN erneut, diesmal jedoch im Wechsel der Gezeiten, von salzärmerem Küstenwasser beeinflusst.

Tab. 3. Besondere hydrographische Ereignisse während der Dauermessung im Bodenwasser an der FPN vom 07.05. bis 21.10.1986. Sprunghafte Änderungen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Meßwerten (Abstand der Messungen etwa 1,5 Minuten) sind mit einem dicken Pfeil gekennzeichnet.

Datum	Uhrzeit	Temperatur [°C]	Salzgehalt [‰]	Sauerstoff [mg/l]
05.07.86	ca. 9 ⁰⁰ -15 ⁰⁰	11,5 bis 10,5	33,2 bis 33,6	6,9 bis 6,8
11.07.86	20 ⁵⁵	10,6 ➤ 10,6	33,7 ➤ 34,6	5,59 ➤ 5,56
22.07.86	01 ²⁰	11,4 ➤ 11,4	34,4 ➤ 31,4	3,48 ➤ 3,54
24.07.86	? (10 ⁵⁷ -17 ³⁰)	11,6 ➤ 11,6	31,2 ➤ 33,8	3,45 ➤ 3,44
04.08.86	18 ⁰¹	12,6 ➤ 12,6	33,3 ➤ 29,4	3,65 ➤ 3,74
09.08.86	00 ⁰⁸	15,0 ➤ 15,0	28,9 ➤ 33,6	6,73 ➤ 6,63
25.09.86 bis 03.10.86			variiert von ca. 31 bis 33	

1.1. Diskussion der hydrographischen Verhältnisse

Die bodennahen Strömungen an der FPN sind im wesentlichen vom Gezeitenrhythmus geprägt. Die im Mai/Juni 1985 am Substratgestell gemessenen Geschwindigkeiten stimmen gut mit den Meßwerten von KASSLER et al. (1984) überein. Die Autoren geben für das Bodenwasser an der FPN im Beobachtungszeitraum Oktober/November 1982 eine mittlere Strömungsgeschwindigkeit von 25 cm/s (maximal 47cm/s) an. Die Hauptachse des Gezeitenstroms verläuft von Nordwest nach Südost bzw. umgekehrt. Der in dem Seegebiet im Vergleich zum Gezeitenstrom schwächere Reststrom hat nach MITTELSTAEDT et al. (1983) Geschwindigkeiten von 2 bis 8 cm/s. Die Autoren registrierten aber auch Maximal-Geschwindigkeiten des Gesamtstroms im Bodenwasser von 50 bis 100 cm/s. Derart starke bodennahe Strömung oder Turbulenz, z.B. bei Stürmen, kann die Resuspension von Sedimenten und damit die Drift der Fauna zur Folge haben. Nach REINECK (1968) kann Sanderosion in der Deutschen Bucht bis in 30 m Tiefe stattfinden. Da Strömungsmessungen parallel zum Besiedlungsexperiment fehlen, liegen kaum Hinweise auf einen zeitweilig erhöhten lateralen Sedimenttransport vor. Allerdings ist die auffällige Ansammlung von feinem Sedimentmaterial in den experimentellen Substratbehältern vor allem im November 1986 wohl darauf zurückzuführen. An der FPN ist aber durch die Plattform an sich, insbesondere am Rand des Gründungskörpers, schon mit verstärkter Turbulenz zu rechnen.

Der Jahresgang der Temperatur und die sommerlichen Sauerstoff-Konzentrationen im Bodenwasser der FPN zeigen deutliche Unterschiede in beiden Untersuchungsjahren. Während der O₂-Gehalt 1985 nur auf ein Minimum von 74% (6,6 mg/l) sank, nahm die O₂-Konzentration bei erst später einsetzender vertikaler Schichtung und höheren Bodenwassertemperaturen Anfang Juli 1986 bald nach dem Aufbau der Schichtung stark ab und erreichte 13 Tage lang (22.07.-04.08.) Werte unter 40% Sättigung (3-4mg/l). V. WESTERNHAGEN et al. (1986,1987), die die O₂-Verhältnisse in der Deutschen Bucht und vor der jütischen Küste in den Jahren 1984-1986 auf 3 bis 4 Ausfahrten pro Jahr verfolgt haben, registrierten in der Umgebung der FPN 1985 und 1986 vergleichbare Sauerstoff-Konzentrationen des Bodenwassers. Der O₂-Gehalt blieb auch 1986 immer oberhalb des für das Überleben der Mehrzahl benthischer Tiere kritischen Werts von 2 mg/l,

der von SWANSON et al. (1979) und DETHLEFSEN & v.WESTERNHAGEN (1983) angegeben wird. Auch v.WESTERNHAGEN et al. (1987) stufen die O_2 -Versorgung des Tiefenwassers der Deutschen Bucht in den Sommern 1985 und 1986 als ausreichend ein. Die Autoren fanden jedoch trotz günstiger Bedingungen (windreiche und kühle Sommer) in Teilen ihres Untersuchungsgebiets, z.B. nordwestlich von Helgoland im Bereich des Elbe-Urstromtals, die O_2 -Werte auf weniger als 5 mg/l reduziert. Sie betrachten diese O_2 -Abnahme als "normal" für das Tiefenwasser bei günstigen hydrographischen Bedingungen, interpretieren sie zugleich jedoch als Hinweis auf die hohe Belastung der südöstlichen Nordsee mit biologisch abbaubaren organischen Substanzen.

Die hydrographischen Bedingungen und die verfügbare Menge biologisch abbaubarer partikulärer und gelöster organischer Substanzen sind im wesentlichen für die Entstehung von Sauerstoff-Defiziten im Tiefenwasser der Deutschen Bucht verantwortlich (RACHOR & ALBRECHT 1983, v.WESTERNHAGEN et al. 1986, 1987). Die 1986 bereits zur Zeit der Schichtung höheren Bodenwassertemperaturen an der FPN haben wahrscheinlich infolge höherer Zehrungsraten im Wasser und im Sediment zu dem 1986 stärker ausgeprägten O_2 -Defizit beigetragen. V.WESTERNHAGEN et al. (1987) bestimmten den biochemischen Sauerstoffbedarf (BSB) im Tiefenwasser des nordfriesischen Schelfs (nördlich von $54^{\circ}30'N$) in Abhängigkeit von der Temperatur. Eine Temperaturerhöhung um $10^{\circ}C$ bewirkte eine Verdoppelung des BSB ($Q_{10}=1,98-2,14$). Auch in den feinsandigen Sedimenten der Deutschen Bucht stellten die Autoren in Experimenten an Bord 1985 und 1986 einen Anstieg des O_2 -Bedarfs in den Sommermonaten fest. Dies war besonders im August 1986 der Fall.

In welchem Ausmaß Oberflächenwasser und damit auch Sauerstoff unter den gegebenen Schichtungsverhältnissen 1985 und 1986 zum Tiefenwasser an der FPN zugemischt wurde, kann anhand der vorliegenden Meßdaten nicht geklärt werden. Die Temperaturen im Oberflächen- und Bodenwasser weisen jedoch auf eine etwas stabilere Schichtung 1986 hin, die wahrscheinlich durch den Zustrom von kälterem und salzreicherem Nordseebodenwasser Anfang Juli verstärkt wurde. Diese Advektion beschleunigte auch den O_2 -Verbrauch im Tiefenwasser der FPN.

Während die O_2 -Konzentrationen nach dem Aufbau der Schichtung mit einer mittleren Zehrungsrate von 0,2 bis 0,1 mg pro Liter und Tag abnahm, stieg der O_2 -Verbrauch während des Zustroms des Nordseebodenwassers auf maximal 0,7 mg/l·d (04.07.-05.07.) und 0,4 mg O_2 /l·d (11.07.-12.07.). Dieses Ergebnis bestätigt die von RACHOR & ALBRECHT (1983) entwickelte Vorstellung, daß Vorstöße von relativ O_2 -armem Tiefenwasser aus der zentralen Nordsee, insbesondere entlang dem Elbe-Urstromtal bis weit in die Deutsche Bucht hinein, für die Entwicklung und Andauer ungünstiger O_2 -Verhältnisse in der Deutschen Bucht von entscheidender Bedeutung sind. Bei Auftriebserscheinungen insbesondere am Ostrand des Elbe-Urstromtals können dem Oberflächenwasser erneut Nährstoffe zugeführt und so die Phytoplanktonproduktion erhöht werden, so daß nach dem Absterben und Sedimentieren dieses Plankton mehr organisches Material im Tiefenwasser verfügbar ist. Daß auch dieser Prozess für die Andauer des O_2 -Defizits im Juli 1986 eine Rolle gespielt haben kann, deuten die Messungen des DHI (Hamburg) an, die Auftriebserscheinungen am östlichen Rand des Elbe-Urstromtals in der Zeit vom 09.-15.07.1986 dokumentieren (s.DHI, wöchentliche Karte der Oberflächentemperaturen in der Nordsee). Der Vorstoß von Nordseebodenwasser kann mit den Windmessungen des DHI in diesem Zeitraum allerdings kaum erklärt werden, da in dieser Zeit nordwestliche Winde vorherrschten.

Auch Küstenwasser mit weit weniger als 30 ‰ wurde während der Messungen im Bodenwasser der FPN angetroffen, wobei Salzgehaltsfronten mit enormen horizontalen Dichtegradienten registriert wurden. Der Salzgehalt änderte sich innerhalb von 1,5 Minuten um Werte von 1,1 bis maximal 4,7 ‰, während die Temperatur und O_2 -Konzentrationen nahezu unverändert blieben. Diese Fronten dokumentieren den zeitweilig sehr starken Süßwassereinfluß aus Elbe und Weser, der sich im Wechsel der Gezeiten (wie 1985) oder über einige Tage andauernd (wie 1986) noch im Seegebiet der FPN auswirken kann. BECKER & PRAHM-RODEWALD (1980) trafen im Bereich der FPN horizontale Salzgehaltsgradienten von nur 0,2 bis 0,3 ‰ auf 100 m an. Die O_2 -Verhältnisse verschlechterten sich nicht durch das Auftreten dieser Fronten im Untersuchungsgebiet, wie von RACHOR & ALBRECHT (1983) und v.WESTERNHAGEN et al. (1986,1987) angenommen wurde,

die bei ihren Untersuchungen erhöhte Phytoplanktonproduktion und verstärkte Sedimentation in der Frontalzone feststellten.

Das Vordringen von salzarmem Küstenwasser bis in den Bereich der FPN ist auf besondere hydrographische und meteorologische Bedingungen zurückzuführen, da die im Vergleich zur Gezeitenströmung in der Regel geringe Restströmung nur unter bestimmten Windverhältnissen zu einer solchen Versetzung der Wassermassen in diesem Seegebiet führt. Als Erklärung für das Zustandekommen der in diesem Ausmaß im tieferen Wasser der Deutschen Bucht bisher erstmalig registrierten horizontalen Salzgehaltsgradienten kann folgendes Strömungsmodell von BACKHAUS (1980) herangezogen werden: Bei den zur Zeit der Ereignisse vorherrschenden nordwestlichen bis westlichen, z.T. starken Winden (s. wöchentliche Karten des DHI der Oberflächentemperaturen in der Nordsee vom 24.07.-13.08.1985, 16.07.-12.08.1986 und 24.09.-07.11.1986) wurde das Oberflächenwasser der Deutschen Bucht vor die nordfriesische Küste verschoben, so daß salzarmes Küstenwasser kompensatorisch in Bodennähe in nordwestliche bis westliche Richtung verfrachtet wurde. Da zeitgleiche Salzgehaltsmessungen im Oberflächenwasser sowohl von der FPN als auch aus der östlichen Deutschen Bucht fehlen, wäre ein Nachweis dieser Versetzung des Küstenwassers nur durch Simulation der Strömungen im numerischen Modell (nach BACKHAUS 1980) unter Annahme der jeweils herrschenden hydrographischen und meteorologischen Bedingungen möglich.

2. Sedimentologische Untersuchungen

Das experimentelle Substrat war 1985 eine Mischung aus Fein- bis Mittelsand mit dem Median der Korngröße von 238 μm (Tab.4). 1986 wurde eine Mischung aus sehr feinem bis feinem Sand exponiert mit dem Median von 119 μm . Der Schlickanteil (Sediment mit $<63 \mu\text{m}$ Korngröße) betrug in beiden Jahren 2,9%. Die Korngrößenverteilung entsprach recht gut der Zusammensetzung der Sedimente an den Vergleichstationen, die experimentellen Sedimente waren jedoch etwas schlechter sortiert. Während an der Station NE FPN der Anteil der feinen Sandfraktion (125 -

250 µm) am größten war, überwog an der Station EUT die Fraktion des sehr feinen Sandes mit 63 - 125 µm Korngröße. Der Schlickanteil war an der Station NE FPN etwa gleich groß wie im experimentellen Substrat, während er an der Station EUT mit 6,7% mehr als doppelt so hoch war.

Tab. 4. Korngrößenverteilung der experimentellen Substrate vor der Exposition und der Sedimente an den Vergleichsstationen entnommen am 05.02.1986.

	experiment. Substrat		natürl. Substrat	
	1985	1986	EUT	NE FPN
Sedimentfraktionen in % Trockengewicht				
< 63 µm	2,9	2,9	6,7	2,2
63 - 125 µm	16,0	53,4	76,7	11,7
125 - 250 µm	34,3	37,9	11,4	73,6
250 - 500 µm	34,8	2,9	3,6	11,9
500 - 1000 µm	10,3	2,2	1,0	0,5
> 1000 µm	1,8	0,8	0,1	0,1
Median [µm] der Korngröße	238	119	100	188

Der organische gebundene Kohlenstoffanteil war mit 0,38 Gew.-% im Jahresmittel am größten an der Station EUT (Tab.5). Er betrug 0,07 Gew.-% an der Station NE FPN und im Schnitt nur 0,01 Gew.-% in den experimentellen Substraten der Probenserie "Sukzession", die im April 1986 exponiert wurden. Saisonale Schwankungen sind zu vernachlässigen. Auch in der experimentellen Probenserie zeichnet sich noch keine deutliche Zunahme bis August 1986 ab.

Tab. 5. Kohlenstoffgehalt (Gew.-%) der Sedimente der Vergleichsstationen EUT und NE FPN und der experimentellen Substrate gemessen im Jahr 1986.
C_{ges} = Gesamtkohlenstoff, C_{org} = organisch gebundener Kohlenstoff.

natürliches Substrat

	FEB		MAI		JUN		AUG		SEP	
	C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}
EUT										
Probe 1	0,67	0,46	0,68	0,38	0,67	0,39	0,89	0,45	0,66	0,28
Probe 2	0,46	0,40	0,75	0,18	0,65	0,42	0,88	0,52	0,71	0,30
NE FPN										
Probe 1	0,14	0,08	0,31	0,08	0,27	0,11	0,14	0,03	0,13	0,04
Probe 2	0,11	0,06	0,20	0,07	0,24	0,09	0,22	0,09	0,15	0,04

experimentelles Substrat, FPN

(vor Exposition im APR)		MAI		JUN		JUL		AUG	
C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}	C _{ges}	C _{org}
0,04	>0,01	0,10	0,04	0,14	0,01	0,12	>0,01	0,03	>0,01

3. Zooplankton

3.1. Artenliste

Die mit * gekennzeichneten Arten werden in den Ergebnissen zum Meroplankton (Kap. E.3.3. und E.3.5.) als "Andere" zusammengefaßt. Das + Zeichen gibt an, welche Arten oder Gattungen auch in den Benthosproben gefunden wurden.

HOLOPLANKTON

CNIDARIA

Hydrozoa:

Aglantha digitale (O.F.MÜLLER)
Bougainvillia sp.
Eirene viridula (PERON & LESUER)
Euphysa aurata FORBES
Leuckartiara octona (FLEMING)
Lizzia blondina FORBES
Obelia sp.
Phialidium hemisphaericum (L.)
Podocoryne sp.
Rathkea octopunctata (M.SARS)
Sarsia sp.
Steenstrupia nutans (M.SARS)

ACNIDARIA

Beroe gracilis KÜNNE
Pleurobrachia pileus (O.F.MÜLLER)

PLATHELMINTHES

Turbellaria spp.

ANNELIDA

Polychaeta:

Tomopteris helgolandica GREEF

ARTHROPODA

Crustacea:

Phyllopoda:

Evadne nordmanni LOVEN
Evadne sp.
Podon intermedius LILLJEBORG
Podon leuckarti G.O.SARS
Podon sp.

Copepoda:

Calanoida spp.
Harpacticoida spp.
Copepoda spp. - Nauplien

Malacostraca:

Euphausiacea:

Euphausiacea spp.

CHAETOGNATHA

Sagitta elegans VERRILL

Sagitta setosa MÜLLER

Sagitta spp. - Juvenile

TUNICATA

Appendicularia:

Fritellaria spp.

Oikopleura dioica FOL

MEROPLANKTON

CNIDARIA

Anthozoa:

Anthozoa spp. - Planula *

Cerianthus sp. *

+

Tubularia sp. *

NEMERTINI

Nemertini spp. - Pilidium *

MOLLUSCA

Gastropoda:

Caecum glabrum (MONTAGU)

+

Gastropoda spp.

Natica sp.

+

Nudibranchia spp.

Opisthobranchia spp.

Philine sp.

+

Prosobranchia spp.

Turritella communis RISSO

+

Bivalvia:

Abra spp. - Larven und Juvenile

+

Acanthocardia sp.

+

Anomia squamula L.

-

Bivalvia spp.

Ensis spp.

+

Hiatella gallicana (LAMARCK)

+

Macoma balthica (L.)

+

Montacuta ferruginosa (MONTAGU)

+

Mya spp.

+

Mysella bidentata (MONTAGU)

+

Mytilus edulis L.

+

Nucula sp.

+

Phaxas pellucidus (PENNANT)

+

Saxicavella jeffreysi WINCKWORTH

+

Solenidae spp.

Spisula ellyptica (BROWN)

+

Spisula solida (L.)

+

Spisula sp.

+

Spisula subtruncata (DA COSTA)

+

<i>Tellina fabula</i> (GMELIN)	+
<i>Tellina</i> sp.	+
<i>Venus</i> sp.	+
<i>Zirfaea crispata</i> (L.)	+

ANNELIDA

Polychaeta:	
<i>Anaitides</i> spp.	+
<i>Aonides</i> sp.	+
<i>Autolytus</i> aff. <i>prolifer</i> (O.F.MÜLLER)	+
<i>Chaetopterus variopedatus</i> (RENIER)	+
<i>Eteone</i> aff. <i>longa</i> (Fabricius)	+
Glyceridae spp.	
<i>Harmothoe</i> spp.	+
<i>Lanice conchilega</i> (PALLAS)	+
<i>Magelona</i> spp.	+
<i>Myriochele</i> sp.	+
<i>Nephtys</i> spp.	+
<i>Nereis</i> spp.	+
<i>Owenia fusiformis</i> DELLE CHIAJE	+
<i>Pectinaria koreni</i> MALMGREN	+
<i>Pholoe minuta</i> (FABRICIUS)	+
Phyllodocidae spp.	
<i>Pisone remota</i> (SOUTHERN)	-
<i>Poecilochaetus serpens</i> ALLEN	+
Polychaeta spp. - Trochophora	
<i>Polydora ciliata</i> (JOHNSTON)	+
<i>Polydora pulchra</i> CARAZZI	+
<i>Polygordius</i> sp.	+
Polynoidae spp.	
<i>Prionospio</i> sp.	-
<i>Protodrilus</i> sp.	-
<i>Sabellaria</i> sp.	-
<i>Scoelelepis</i> sp.	+
Sigalionidae spp.	
<i>Spio filicornis</i> (O.F.MÜLLER)	+
<i>Spio martinensis</i> MESNIL	+
Spionidae spp.	
<i>Spiophanes bombyx</i> (CLAPAREDE)	+

ARTHROPODA

Crustacea:	
Cirripedia:	
Cirripedia spp. - Nauplien und Cypris, nicht bestimmt	

Malacostraca:	
Decapoda:	
<i>Callinassa stebbingi</i> BORRADAILLE	-
<i>Cancer pagurus</i> L.	+
<i>Corystes cassivelaunus</i> (PENNANT)	-
<i>Crangon allmanni</i> KINAHAN	-
<i>Crangon crangon</i> (L.)	+
<i>Ebalia</i> sp.	-
<i>Galathea intermedia</i> LILLJEBORG	+
<i>Macropipus</i> spp.	+
<i>Macropodia rostrata</i> (L.)	-
<i>Pagurus bernhardus</i> (L.)	-
<i>Pandalina brevirostris</i> (Rath.)	-
<i>Pisidia longicornis</i> (L.)	-
<i>Pontophilus bispinosus</i> HAILSTONE	-
<i>Upogebia stellata</i> (MONTAGU)	-

TENTACULATA

Bryozoa:

Bryozoa spp. - Cyphonautes *

Phoronidea:

Phoronis spp. - Actinotrocha * +

ECHINODERMATA

Asteroidea:

Asterias sp. +

Echinoidea:

Echinocardium cordatum (PENNANT) +

Echinocyamus pusillus (O.F.MÜLLER) -

Echinoidea spp. - Juvenile

Spatangus purpureus O.F.MÜLLER +

Strongylocentrotus droebachiensis (O.F.MÜLLER) -

Ophiuroidea:

Amphiura filiformis (O.F.MÜLLER) +

Ophiothrix fragilis (ABILDGAARD) +

Ophiura albida FORBES +

Ophiura texturata LAMARCK -

Ophiuroidea spp. - Juvenile

ACRANIA

Branchiostoma lanceolatum PALLAS * +

VERTEBRATA

Pisces:

Fischeier und Fischlarven, nicht bestimmt *

TIERE DES MAKROZOOBENTHOS IN DEN PLANKTONFÄNGEN

Crustacea:

Cumacea:

Diastylis spp.

Iphinoe trispinosa (GOODSIR)

Pseudocuma longicornis (BATE)

Pseudocuma similis SARS

Amphipoda:

Amphipoda spp.

Apherusa ovalipes NORMAN & SCOTT

Argissa sp.

Corophium sp.

Hyale sp.

Megaluropus agilis HOEK

Micropotopus maculatus NORMAN

Nototropis swammerdami. (MILNE EDWARDS)

Orchomene nana (KRÖYER)

Pariambus typicus (KRÖYER)

Perioculodes longimanus (BATE & WESTWOOD)

Pontocrates altamarinus (BATE & WESTWOOD)

Mysidacea:

Gastrosaccus spinifer (GOES)

Paramysis sp.

Mysidacea spp.

Im Holoplankton wurden insgesamt 32 Arten, Gattungen oder höhere Taxa unterschieden. Beim Meroplankton konnte zwischen 97 Taxa differenziert werden. Die Larven der Mollusken und Polychaeten stellten mit 31 bzw. 32 Taxa die größten Anteile. Außerdem wurden 15 Taxa der Crustaceen, 11 Taxa der Echinodermen und 8 andere Taxa bestimmt. Die Mehrzahl der auf dem Niveau der Arten und Gattungen identifizierten Larven des Makrozoobenthos, nämlich 58 von insgesamt 77, traten auch in den Benthosproben auf. Fast alle Larven der Mollusken und Polychaeten, aber nur wenige Arten der im Plankton gefundenen Crustaceen wurden als Juvenile im Benthos angetroffen.

3.2. Saisonale Variabilität des Holoplankton 1985

Die saisonalen Schwankungen der Dichten des Holoplankton zeigen an den Vergleichsstationen und an der Plattform einen ähnlichen Verlauf mit maximalen Dichten im August (Abb.9).

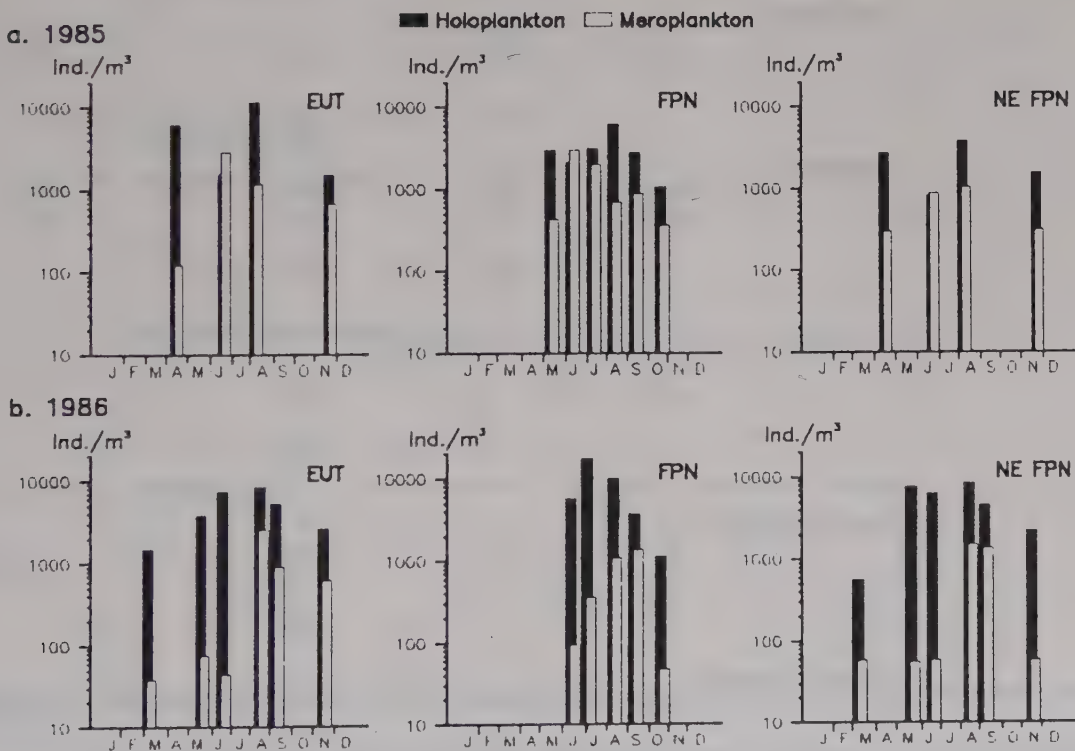


Abb. 9. Saisonale Variation der Gesamtindividuumdichten des Holo- und Meroplankton an den Stationen EUT, NE FPN und FPN 1985 (a) und 1986 (b).

Auch die numerischen Dominanzen der Haupttaxa (Tab.6) zeigen eine an den Stationen übereinstimmende, saisonale Variation in der Zusammensetzung des Holoplankton. Im April und Mai wurde das Holoplankton zu mehr als 96% von Copepoden bestimmt. In den Sommermonaten von Juni bis August gewannen die Gruppen der Cladoceren, Appendicularien und Coelenteraten an Bedeutung. Während im Herbst (September und Oktober) noch die Chaetognathen mit relativ hohen Dominanzen auftraten, glich die Zusammensetzung des Holoplankton im November mit einem Copepodenanteil von mehr als 93% wieder derjenigen des Frühjahrs. Große Anteile von Naupliusstadien der Copepoden wurden im April und Mai sowie im Juli und August gefunden.

Tab. 6. Saisonale Variation der numerischen Dominanzen der Haupttaxa des Holoplankton in Prozent für das Jahr 1985; 1 = EUT, 2 = NE FPN, 3 = FPN; - = keine Proben.

	APR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	OKT	NOV
Coelenterata								
1	0,1	-	0,6	-	0,5	-	-	0,2
2	0,1	-	3,5	-	2,8	-	-	0
3	-	0,2	0	3,4	4,2	1,1	0,1	-
Cladocera								
1	0	-	66,5	-	0,1	-	-	0
2	0,2	-	15,4	-	0,4	-	-	0
3	-	0,2	12,7	13,5	3,0	0,4	0	-
Copepoda								
1	96,8	-	32,8	-	97,9	-	-	93,9
2	99,7	-	70,2	-	69,4	-	-	95,5
3	-	97,3	87,2	68,3	86,6	80,6	59,9	-
rel. Anteil (%) der Nauplien an Copepoda								
1	27,2	-	0	-	9,2	-	-	2,1
2	49,3	-	1,0	-	29,6	-	-	1,1
3	-	42,3	6,1	25,9	8,8	12,0	1,3	-
Chaetognatha								
1	0	-	0,7	-	0,1	-	-	2,5
2	0	-	1,2	-	0,6	-	-	2,5
3	-	0,1	0,1	0	0,5	18,3	37,2	-
Appendicularia								
1	3,1	-	0	-	1,7	-	-	3,0
2	0	-	13,2	-	20,3	-	-	1,8
3	-	1,6	0	18,1	5,0	0,7	0,4	-
Andere								
1	0	-	0	-	0,2	-	-	0,6
2	0	-	0	-	9,3	-	-	0,2
3	-	0,9	0	0	4,9	0	2,4	-

Zur Charakterisierung unterschiedlicher Wassermassen im Untersuchungsgebiet wird das Vorkommen von Leitformen halb-quantitativ dargestellt (Tab.7). Die grundlegenden Arbeiten über die Indikatorarten der Nordsee wurden von RUSSELL (1939) und FRASER (1965) geschrieben. Als Leitformen für die unterschiedlichen Wassermassen in der Deutschen Bucht sind die Chaetognathen *Sagitta elegans* und *S. setosa* und einige Coelenteraten von BOSSELMANN (1984) und GERDES (1985) beschrieben worden.

Tab. 7. Saisonales und lokales Vorkommen von Leitformen des Holoplankton 1985; 1 = EUT, 2 = NE FPN, 3 = FPN; - = keine Probennahme, 0 = keine Funde, x = < 10, xx = 10-100, xxx = >100 Ind./m³.

	APR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	OKT	NOV
Chaetognatha								
<i>Sagitta elegans</i>								
1	0	-	xx	-	x	-	-	0
2	0	-	x	-	x	-	-	0
3	-	x	x	x	0	0	0	-
<i>Sagitta setosa</i>								
1	0	-	0	-	x	-	-	xx
2	0	-	0	-	x	-	-	xx
3	-	0	0	0	xx	xx	xxx	-
Coelenterata								
<i>Aglantha digitale</i>								
1	0	-	0	-	0	-	-	0
2	x	-	0	-	0	-	-	0
3	-	x	0	0	0	0	0	-
<i>Steenstrupia nutans</i>								
1	0	-	x	-	0	-	-	0
2	0	-	xx	-	0	-	-	0
3	-	0	x	x	0	0	0	-
<i>Obelia sp.</i>								
1	0	-	x	-	xx	-	-	0
2	0	-	x	-	xx	-	-	0
3	-	0	0	0	xx	x	x	-

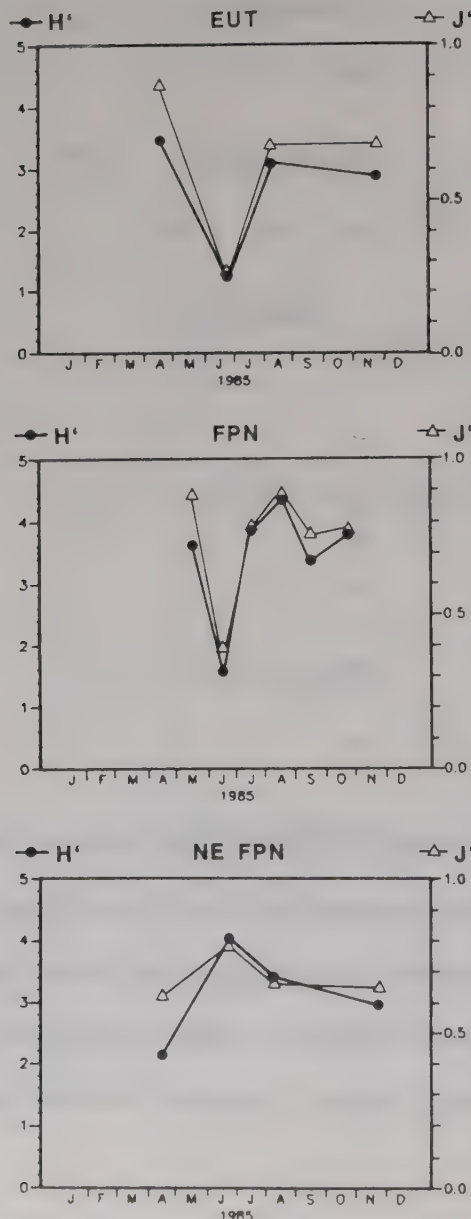
Während *S. elegans*, eine Leitform für Nordseewasser, von Mai bis August angetroffen wurde, trat *S. setosa*, eine Leitform für Küstenwasser, von August bis November auf. Die Meduse *Aglantha digitale*, die mit der *S. elegans*-Planktongemeinschaft assoziiert ist, war im Frühjahr mit wenigen Exemplaren vertreten, während *Steenstrupia nutans* und *Obelia sp.*, beides Leitformen für küstennahes Mischwasser, im Sommerplankton häufig auftraten. Insgesamt stimmte das

Vorkommen der Leitformen an den drei Stationen gut überein, so daß man auch anhand der Leitformen annehmen kann, daß alle drei Stationen von gleichen Wassermassen beeinflusst wurden, die als Mischwasser von Nordsee- und Küstenwasser charakterisiert werden können.

3.3. Saisonale Variabilität des Meroplankton 1985

Individuendichte

Nach dem Einsetzen der Laichperioden vieler Arten des Makrozoobenthos erreichten deren Larven in den Sommermonaten an allen drei Stationen große Individuendichten mit maximalen Werten im Juni, die größer waren als die des Holoplankton (s. Abb. 9).



Arten-Diversität und Äquität

Während an der Station NE FPN im Juni ein Maximum beider Indices erreicht wurde, fällt an der Station EUT und an der Plattform ein starker Einbruch der Werte im gleichen Monat auf (Abb. 10). Zum Jahresende hin nahm sowohl die Diversität als auch die Äquität an allen Stationen leicht ab.

Abb. 10. Indices der Diversität (Shannon-Wiener H') und Äquität (J') für das Meroplankton an den Stationen im Jahresgang 1985.

Rang-Häufigkeitsverteilungen

Die Kurven der Abb.11 geben detailliert Aufschluß über die übereinstimmende saisonale Entwicklung des Meroplankton an den drei Stationen. Die Artenzahl stieg von 11 bis 20 Arten im April und Mai auf Maxima von 29 bis 41 Arten in der Zeit von Juni bis August an und nahm von September bis November auf 23 bis 32 Arten ab.

Nach einer relativ gleichmäßigen Verteilung der Individuen bei einer noch geringen Artenzahl im Frühjahr werden die Kurven aufgrund enormer Dichten weniger Arten im Juni deutlich steiler. In den darauffolgenden Monaten nehmen die Individuenzahlen der Arten auf den ersten Rängen wieder ab, so daß die Verteilung der Individuen zunächst wieder gleichmäßiger wird. Allerdings nehmen die Artenzahlen zum Jahresende hin ab.

EUT=durchgezogene Linie, NE FPN=gepunktete Linie, FPN=gestrichelte Linie

1985

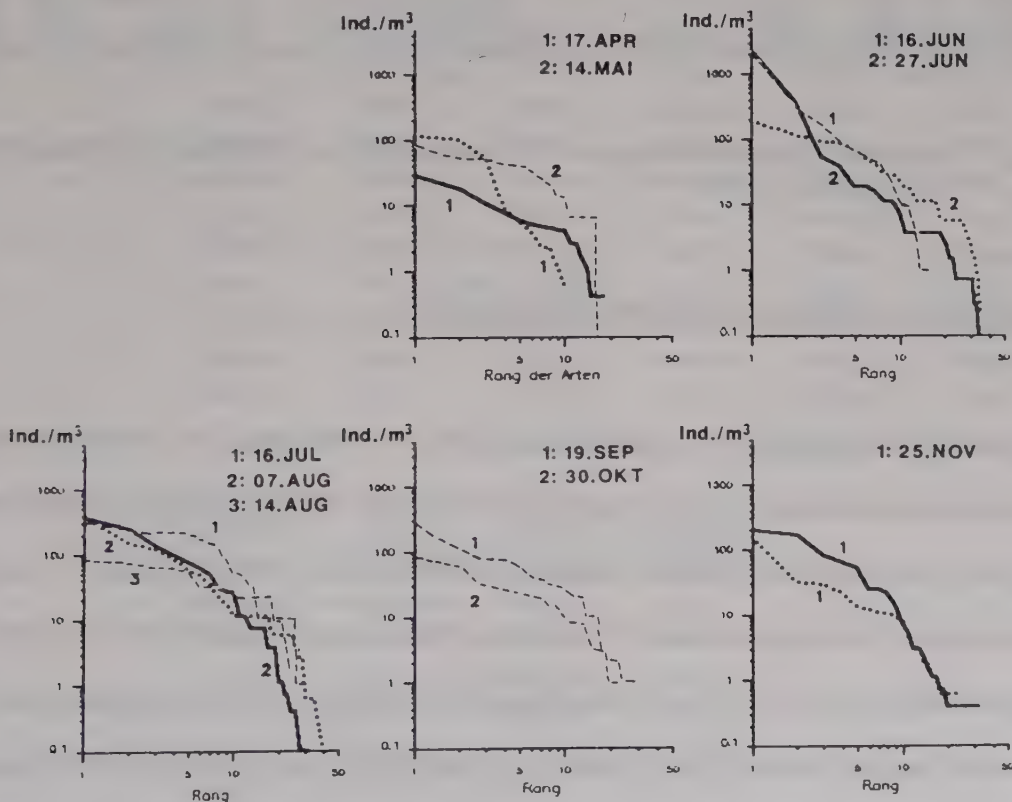


Abb. 11. Rang-Häufigkeitsverteilungen des Meroplankton an den Stationen an den Daten der Probennahmen 1985. Die Kurven sind doppelt logarithmisch aufgetragen.

Numerische Dominanzen der Haupttaxa

Die Zusammensetzung des Meroplankton war an allen Stationen charakterisiert durch die Dominanz der Polychaeten im Frühjahr, variable, hohe Anteile von Mollusken, Polychaeten und insbesondere Echinodermen von Juni bis September, gefolgt von der Dominanz der Mollusken im November (Abb.12).

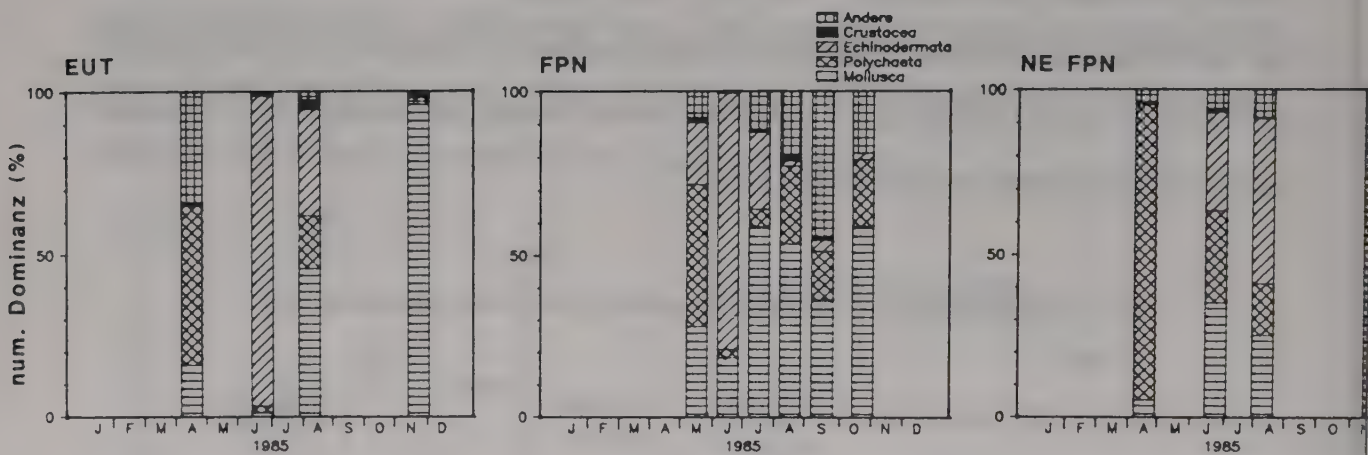


Abb. 12. Saisonale Variation der numerischen Dominanzen der Haupttaxa des Meroplankton an den Stationen 1985.

Rangfolge der zehn häufigsten Taxa nach ihrer Abundanz

Tab.8 gibt die zehn häufigsten Taxa des Meroplankton in ihrer Rangfolge an den Stationen wieder. Die saisonalen Unterschiede in der Zusammensetzung des Meroplankton sind auch auf dem Niveau der Genera festzustellen. Auch zwischen den Stationen werden oft geringe, z.T. aber ganz erhebliche lokale Unterschiede deutlich. Die Tabelle stellt eine qualitative Ergänzung zu den Rang-Häufigkeitsverteilungen (Abb.11) dar. Die Massenentwicklung im Juni ist insbesondere auf die Larven des Seeigels *Echinocardium cordatum* zurückzuführen, die mit mehr als 1000 Ind./m³ auf den ersten Rängen auftraten. Große Dichten (>100 Ind./m³) von Larven verschiedener Arten traten sukzessiv während der Meroplanktonentwicklung auf. Dazu gehören die Larven der Echinodermen *Asterias* sp., *E. cordatum* und *Ophiura albida* und der Mollusken *Spisula*

subtruncata, *Tellina fabula*, *Modiolus modiolus*, *Montacuta ferruginosa*, *Acanthocardia echinata* und *Phaxas pellucidus*. Die Larven der Polychaeten *Magelona* spp. wurden in großer Anzahl gefunden, ebenso die Larven von *Phoronis* spp..

Tab. 8. Rangfolge der zehn häufigsten Taxa des Meroplankton an den Stationen EUT, FPN und NE FPN 1985; nur die Genera sind aufgelistet.

EUT

RANG	APRIL	JUNI	AUGUST	NOVEMBER
1	<i>Prionospio</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Acanthocardia</i>
2	<i>Cerianthus</i>	<i>Asterias</i>	<i>Modiolus</i>	<i>Spisula</i> ⁵
3	<i>Pectinaria</i>	<i>Ophiura</i> ¹	<i>Montacuta</i>	<i>Mya</i>
4	Polynoidae	<i>Ophiura</i> ³	<i>Magelona</i>	<i>Phaxas</i>
5	<i>Scolelepis</i>	<i>Spisula</i> ⁴	<i>Philine</i>	<i>Venus</i>
6	<i>Ensis</i>	<i>Magelona</i>	<i>Spio</i> ⁶	<i>Abra</i>
7	<i>Mya</i>	<i>Owenia</i>	Nudibranchia	Nudibranchia
8	<i>Macoma</i>	<i>Lanice</i>	<i>Natica</i>	Opisthobranchia
9	Polychaeta	<i>Phoronis</i>	Anthozoa	<i>Montacuta</i>
10	<i>Nephtys</i>	<i>Ophiura</i> ²	<i>Callinassa</i>	Nemertini

FPN

RANG	MAI	JUNI	JULI	AUGUST	SEPTEMBER	OKTOBER
1	<i>Ensis</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Tellina</i>	<i>Tellina</i>	<i>Phoronis</i>	Nudibranchia
2	<i>Nephtys</i>	<i>Spisula</i> ⁴	<i>Phoronis</i>	<i>Montacuta</i>	Nemertini	<i>Phoronis</i>
3	<i>Asterias</i>	<i>Ophiura</i> ¹	<i>Spisula</i> ⁴	<i>Phoronis</i>	Nudibranchia	<i>Spio</i> ⁷
4	Polynoidae	<i>Ensis</i>	<i>Echinocardium</i>	Prosobranchia	<i>Spio</i> ⁶	<i>Venus</i>
5	<i>Nereis</i>	<i>Lanice</i>	<i>Phaxas</i>	Anthozoa	Prosobranchia	<i>Spisula</i> ⁴
6	<i>Spisula</i> ⁵	<i>Mytilus</i>	<i>Ophiura</i> ¹	<i>Spio</i> ⁶	<i>Phaxas</i>	<i>Acanthocardia</i>
7	<i>Ophiura</i> ¹	<i>Acanthocardia</i>	Prosobranchia	<i>Spisula</i> ⁴	<i>Montacuta</i>	<i>Spiophanes</i>
8	Spionidae	Prosobranchia	<i>Acanthocardia</i>	<i>Prionospio</i>	<i>Ophiura</i> ³	<i>Abra</i>
9	Nemertini	<i>Zirfaea</i>	<i>Ophiura</i> ³	<i>Chaetopterus</i>	<i>Spisula</i> ⁴	Polychaeta
10	<i>Harmothoe</i>	<i>Ophiura</i> ²	<i>Montacuta</i>	<i>Mysella</i>	<i>Magelona</i>	<i>Natica</i>

NE FPN

RANG	APRIL	JUNI	AUGUST	NOVEMBER
1	Polynoidae	<i>Modiolus</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Spisula</i> ⁵
2	Polychaeta	<i>Echinocardium</i>	<i>Ophiura</i> ³	<i>Mya</i>
3	<i>Nephtys</i>	<i>Magelona</i>	<i>Magelona</i>	<i>Venus</i>
4	<i>Mya</i>	<i>Ophiura</i> ³	Nudibranchia	<i>Abra</i>
5	<i>Mytilus</i>	<i>Lanice</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Phaxas</i>
6	Nemertini	<i>Ensis</i>	<i>Philine</i>	Nudibranchia
7	<i>Balanus</i>	<i>Pectinaria</i>	<i>Natica</i>	<i>Scolelepis</i>
8	Spionidae	<i>Ophiura</i> ²	<i>Montacuta</i>	<i>Ensis</i>
9	Opisthobranchia	Bryozoa	<i>Branchiostoma</i>	<i>Montacuta</i>
10	<i>Ensis</i>	<i>Asterias</i>	<i>Tellina</i>	<i>Caecum</i>

1: *Ophiura albida*; 2: *Ophiura texturata*; 3: *Ophiura* sp. juv.;
4: *Spisula subtruncata*; 5: *Spisula* sp.
6: *Spio filicornis*; 7: *Spio martinensis*

3.4. Saisonale Variabilität des Holoplankton 1986

Die saisonalen Änderungen der Individuendichten des Holoplankton waren an allen drei Stationen ähnlich wie im Vorjahr (s. Abb. 9). Die Dichten stiegen bereits im Mai und Juni deutlich an und erreichten Maxima von Juli bis August.

Die numerischen Dominanzen der Haupttaxa (Tab. 9) spiegeln die ähnliche Zusammensetzung des Holoplankton an den verschiedenen Stationen wider. Die saisonale Variation deutet eine verzögerte Entwicklung zumindest einiger Taxa des Holoplankton im Vergleich zu 1985 an. Im März und Mai wurde ein typisches Frühjahrsplankton mit einem Copepodenanteil von mehr als 97% angetroffen. Im Juni und Juli hatte nur der Anteil der Cladoceren deutlich zugenommen, während die Anteile der Appendicularien und Coelenteraten gering blieben. Erst im August und September erreichten auch diese Taxa sowie die Chaetognathen größere Dominanzen im Holoplankton. Im November war das Holoplankton wieder zu mehr als 94% von Copepoden bestimmt. Große Anteile der Copepoden-Nauplien wurden im März sowie im August und September gefunden.

Tab. 10 gibt das Vorkommen der Leitformen wieder. Wie 1985 trat die Nordseeform *Sagitta elegans* an allen Stationen vor allem von Mai bis August auf, während *S. setosa* von August bis November in großer Anzahl angetroffen wurde. Beide Arten treten im Untersuchungsgebiet zu verschiedenen Jahreszeiten auf.

Auch die Medusen *Aglantha digitale*, *Steenstrupia nutans* und *Obelia* sp. waren in den Sommermonaten wieder häufig vertreten. Wie schon 1985 läßt das lokale Vorkommen der Leitformen erkennen, daß alle drei Stationen von gleichen Wassermassen beeinflusst wurden.

Tab. 9. Saisonale Variation der numerischen Dominanzen der Haupttaxa des Holoplankton in Prozent für das Jahr 1986; 1 = EUT, 2 = NE FPN, 3 = FPN; - = keine Proben.

	MÄR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	NOV
Coelenterata							
1	0	0,1	0,5	-	4,7	6,9	0,1
2	0	0	0,7	-	3,2	7,8	0
3	-	-	0,9	0,9	2,7	7,8	0,3
Cladocera							
1	0	0,9	5,6	-	5,2	0	0
2	0	2,4	7,5	-	7,7	0	0
3	-	-	12,0	6,4	16,6	0,2	0
Copepoda							
1	99,9	99,0	94,2	-	89,0	96,0	96,6
2	99,8	97,5	92,5	-	76,7	65,3	95,3
3	-	-	87,9	91,7	68,2	43,2	94,6
rel. Anteil (%) der Nauplien an Copepoda							
1	28,7	8,7	0,1	-	6,5	24,1	1,5
2	39,4	3,9	0,1	-	13,1	2,0	0,3
3	-	-	11,9	16,0	26,6	35,7	1,4
Chaetognatha							
1	0,1	0	0	-	0,5	2,8	0,7
2	0,2	0	0	-	0,9	14,9	4,0
3	-	-	0	0,1	1,2	12,3	4,8
Appendicularia							
1	0	0,1	0,1	-	5,1	1,1	2,6
2	0	0,1	0	-	14,6	19,0	0,3
3	-	-	0	0,9	13,9	42,2	0,6
Andere							
1	0	0,1	0	-	0,2	0	0,2
2	0	0,1	0	-	0,1	0,8	0,2
3	-	-	0	1,0	0,1	2,1	0

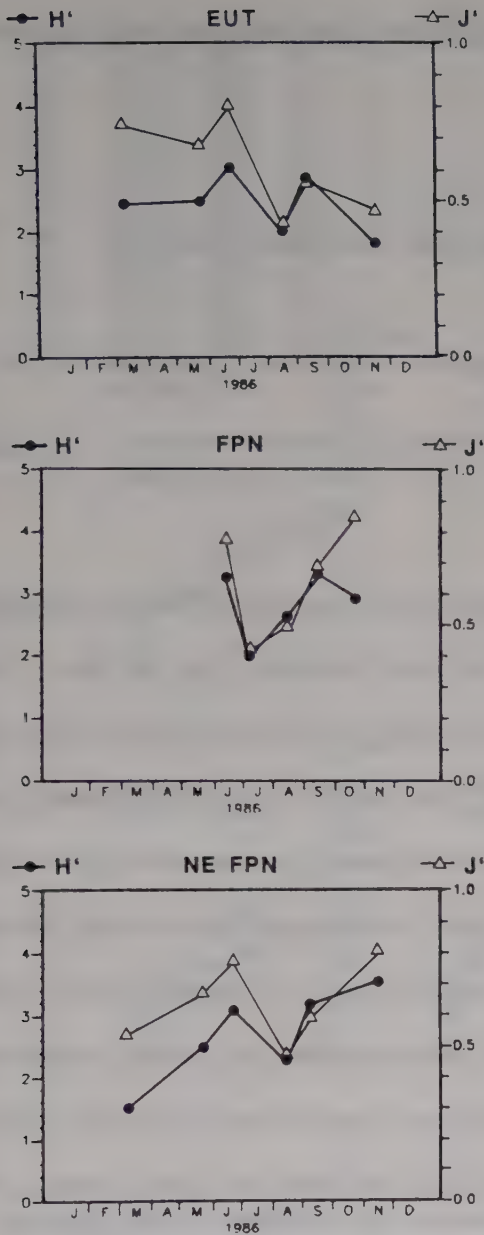
Tab. 10. Saisonales und lokales Vorkommen von Leitformen des Holoplankton 1986; 1 = EUT, 2 = NE FPN, 3 = FPN; - = keine Probennahme, 0 = keine Funde, x = < 10, xx = 10-100, xxx = >100 Ind./m³.

	MÄR	MAI	JUN	JUL	AUG	SEP	NOV
<u>Chaetognatha</u>							
<i>Sagitta elegans</i>							
1	0	x	x	-	x	0	0
2	0	x	x	-	xx	0	0
3	-	-	x	x	x	0	x
<i>Sagitta setosa</i>							
1	x	0	0	-	xx	xxx	xx
2	x	0	0	-	xx	xxx	xx
3	-	-	0	0	xx	xxx	xx
<u>Coelenterata</u>							
<i>Aglantha digitale</i>							
1	0	0	x	-	x	0	0
2	0	0	0	-	xx	0	0
3	-	-	x	x	x	0	0
<i>Steenstrupia nutans</i>							
1	0	0	xx	-	x	0	0
2	0	0	xx	-	0	0	0
3	-	-	xx	xxx	x	0	0
<i>Obelia sp.</i>							
1	0	0	x	-	x	xxx	0
2	0	0	0	-	xx	xxx	x
3	-	-	0	x	xx	xx	0

3.5. Saisonale Variabilität des Meroplankton 1986

Individuendichten

Die Entwicklung des Meroplankton setzte im Vergleich zu 1985 an allen Stationen verspätet ein (s.Abb.9). Nach relativ geringen Dichten im Frühsommer wurden maximale Dichten erst im August und September erreicht. Im Oktober und November ging die Anzahl meroplanktischer Larven wieder deutlich zurück.



Arten-Diversität und Äquität

Nach einem Anstieg beider Indices in der ersten Jahreshälfte war an allen Stationen ein Einbruch der Werte im August festzustellen, der sich an der Plattform schon im Juli abzeichnete (Abb.13). Nach einem erneuten Anstieg im September nahm die Diversität an der Plattform und an der Station EUT ab, an der Station NE FPN weiter zu. Die Äquität ging nur an der Station EUT zurück.

Abb. 13. Indices der Diversität (Shannon-Wiener H') und Äquität (J') für das Meroplankton an den Stationen im Jahresgang 1986.

Rang-Häufigkeitsverteilungen

Abb.14 läßt an den Stationen einen ähnlichen Kurvenverlauf erkennen. Die Artenzahl stieg von 7 und 12 Arten im Februar auf 14 bis 31 Arten von Mai bis Juli und erreichte maximale Werte von 28 bis 46 Arten erst etwa einen Monat später als 1985, nämlich im August und September. Im November nahm die Artendichte des Meroplankton auf 14 bis 32 Arten ab.

1986 waren die Individuen bis Juni bei einer noch geringen Artenzahl gleichmäßig auf die Arten verteilt. Erst im Juli und August traten große Dichten weniger Arten auf. Die Arten auf den ersten Rängen waren noch im September sehr zahlreich. Im November flachten die Kurven an der

Plattform und an der Station NE FPN ab, während an der Station EUT wieder einige Arten in großer Dichte auftraten.

EUT=durchgezogene Linie, NE FPN=gepunktete Linie, FPN=gestrichelte Linie

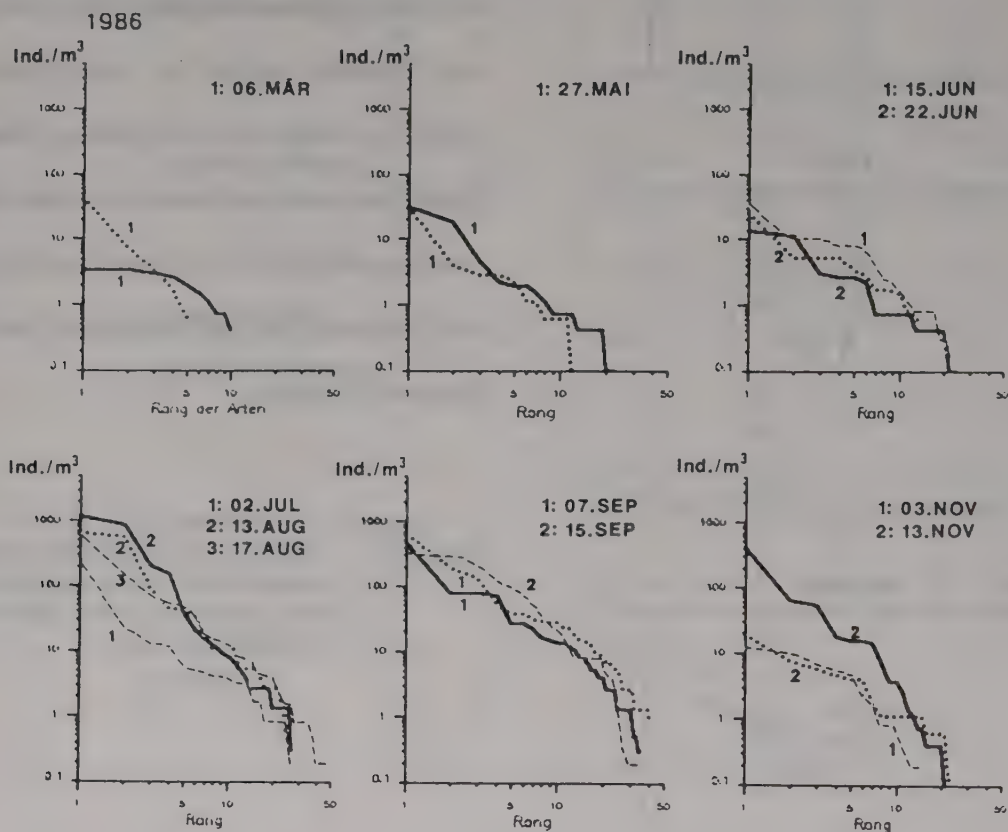


Abb. 14. Rang-Häufigkeitsverteilungen des Meroplankton an den Stationen an den Daten der Probennahmen 1986. Die Kurven sind doppelt logarithmisch aufgetragen.

Numerische Dominanzen der Haupttaxa

Die Zusammensetzung des Meroplankton im Frühjahr war charakterisiert durch die Dominanz der Polychaetenlarven an der Station NE FPN, während an der Station EUT und an der Plattform die Larven von Bryozoen bzw. Cirripediern vorherrschten (Abb.15). Mit hohen Anteilen traten die Mollusken im Mai und Juni, die Echinodermen im Juli und August und die Polychaeten im September auf. Wie 1985 dominierten die Mollusken wieder im Oktober und November.

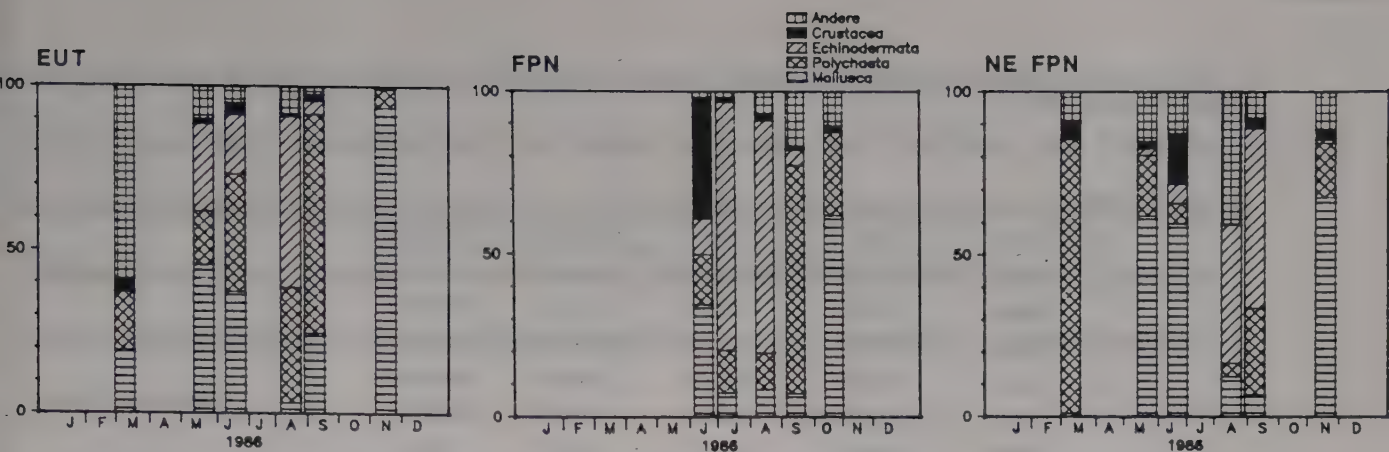


Abb. 15. Saisonale Variation der numerischen Dominanzen der Haupttaxa des Meroplankton an den Stationen 1986.

Rangfolge der zehn häufigsten Taxa nach ihrer Abundanz

Tab.11 gibt die zehn häufigsten Taxa des Meroplankton in ihrer Rangfolge wieder und zeigt die saisonalen Unterschiede in der Zusammensetzung. Auf dem Gattungs-Niveau sind meist geringe, gelegentlich aber auch erhebliche lokale Differenzen zwischen den Stationen zu erkennen.

Bei der Massenentwicklung weniger Arten im Juli und August (s. Rang-Häufigkeitsverteilung Abb.14) waren wie im Juni 1985 die Larven von *Echinocardium cordatum* auf dem ersten Rang zu finden. Große Dichten ($>100 \text{ Ind./m}^3$) von Larven verschiedener Arten traten auch in diesem Jahr sukzessiv während der Entwicklung des Meroplankton auf. Neben *E. cordatum* waren *Ophiura albida* und die Muschel *Montacuta ferruginosa* mit großer Dichte vertreten, ebenso die Larven der Polychaeten-Gattungen *Magelona*, *Spio* und *Eumida* und die Larven von *Phoronis* spp..

Tab. 11. Rangfolge der zehn häufigsten Taxa des Meroplankton an den Stationen EUT, FPN und NE FPN 1986; nur die Genera sind aufgelistet.

EUT						
Rang	MÄRZ	MAI	JUNI	AUGUST	SEPTEMBER	NOVEMBER
1	<i>Mya</i>	<i>Mya</i>	<i>Modiolus</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Eumida</i>	<i>Montacuta</i>
2	<i>Scolelepis</i>	<i>Asterias</i>	<i>Magelona</i>	<i>Magelona</i>	<i>Montacuta</i>	<i>Nudibranchia</i>
3	<i>Bryozoa</i>	<i>Pectinaria</i>	<i>Asterias</i>	<i>Branchiostoma</i>	<i>Nudibranchia</i>	<i>Saxicavella</i>
4	<i>Nudibranchia</i>	<i>Myriochele</i>	<i>Lanice</i>	<i>Ophiothrix</i>	<i>Spio</i> ⁷	<i>Polychaeta</i>
5	<i>Spio</i> ⁶	<i>Ophiura</i> ²	<i>Ophiura</i> ²	<i>Montacuta</i>	<i>Polydora</i> ⁹	<i>Spisula</i> ⁴
6	<i>Balanus</i>	<i>Polydora</i> ⁸	<i>Echinocardium</i>	<i>Philine</i>	<i>Ophiura</i> ¹	<i>Abra</i>
7	<i>Polychaeta</i>	<i>Polychaeta</i>	<i>Prosobranchia</i>	<i>Spio</i> ⁶	<i>Spisula</i> ⁵	<i>Spio</i> ⁶
8	<i>Mytilus</i>	<i>Nemertini</i>	<i>Scolelepis</i>	<i>Macropipus</i>	<i>Magelona</i>	<i>Opistobranchia</i>
9	<i>Opistobranchia</i>	<i>Spionidae</i>	<i>Phyllodocidae</i>	<i>Natica</i>	<i>Lanice</i>	<i>Venus</i>
10	<i>Phyllodocidae</i>	<i>Cerianthus</i>	<i>Crangon</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Natica</i>	<i>Mysella</i>

Fortsetzung Tab. 11.

FPN					
Rang	JUNI	JULI	AUGUST	SEPTEMBER	NOVEMBER
1	<i>Balanus</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Spio</i> ⁶	<i>Spio</i> ⁶
2	<i>Asterias</i>	<i>Pectinaria</i>	<i>Ophiura</i> ¹	<i>Magelona</i>	<i>Montacuta</i>
3	<i>Mytilus</i>	<i>Scolecopsis</i>	<i>Magelona</i>	Spionidae	<i>Spisula</i> ³
4	<i>Lanice</i>	<i>Asterias</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Phoronis</i>	Nudibranchia
5	<i>Mya</i>	<i>Chaetopterus</i>	<i>Natica</i>	Nemertini	Nemertini
6	<i>Hiatella</i>	<i>Polydora</i> ⁸	<i>Spio</i> ⁶	<i>Spio</i> ⁷	<i>Abra</i>
7	<i>Polydora</i> ⁸	<i>Tellina</i>	<i>Scolecopsis</i>	<i>Ophiura</i> ²	<i>Philine</i>
8	<i>Acanthocardia</i>	<i>Hiatella</i>	<i>Spatangus</i>	<i>Phaxas</i>	Prosobranchia
9	Nudibranchia	<i>Acanthocardia</i>	<i>Balanus</i>	<i>Protodrilus</i>	<i>Phaxas</i>
10	<i>Zirfaea</i>	<i>Ensis</i>	<i>Branchiostoma</i>	<i>Spisula</i> ⁴	<i>Caecum</i>

NE FPN						
Rang	MÄRZ	MAI	JUNI	AUGUST	SEPTEMBER	NOVEMBER
1	Polychaeta	<i>Mya</i>	<i>Hiatella</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Ophiura</i> ²	<i>Montacuta</i>
2	<i>Scolecopsis</i>	<i>Pectinaria</i>	Bryozoa	<i>Phoronis</i>	<i>Magelona</i>	Nudibranchia
3	<i>Balanus</i>	<i>Mytilus</i>	<i>Modiolus</i>	<i>Philine</i>	<i>Ophiura</i> ¹	<i>Spio</i> ⁶
4	Bryozoa	Phyllodocidae	<i>Balanus</i>	<i>Magelona</i>	<i>Spio</i> ⁶	<i>Saxicavella</i>
5	Nudibranchia	<i>Scolecopsis</i>	<i>Asterias</i>	<i>Montacuta</i>	<i>Macropipus</i>	Bryozoa
6		<i>Asterias</i>	<i>Polydora</i> ⁸	<i>Branchiostoma</i>	Nemertini	<i>Spisula</i> ⁵
7		<i>Balanus</i>	Prosobranchia	Spionidae	<i>Tubularia</i>	Phyllodocidae
8		<i>Cerianthus</i>	<i>Natica</i>	<i>Abra</i>	<i>Spio</i> ⁷	<i>Macropipus</i>
		Spionidae	<i>Crangon</i>	Prosobranchia	<i>Philine</i>	Nemertini
10		<i>Magelona</i>	<i>Pagurus</i>	Nudibranchia	Phyllodocidae	<i>Tellina</i>

1: *Ophiura albida*, 2: *Ophiura* sp. juv.,
3: *Spisula subtruncata*, 4: *Spisula elliptica*, 5: *Spisula* sp.,
6: *Spio filicornis*, 7: *Spio martinensis*,
8: *Polydora ciliata*, 9: *Polydora pulchra*

Multivariate Analyse

Das Ergebnis der DECORANA-Analyse (Abb.16) faßt die saisonale Sukzession des Meroplankton für beide Untersuchungsjahre zusammen. In der Abbildung ist zu erkennen, daß sich der Verlauf der Entwicklung grob in drei Phasen gliedern läßt. Die erste Periode (April bis Mai 1985; März bis Mai 1986) ist durch geringe Individuen- und Artendichten sowie leicht steigende Diversität gekennzeichnet. In der zweiten Phase (Juni bis August 1985; Juli bis August 1986) kommt es durch die Massenentwicklung weniger Arten bei hoher Artenzahl zur Abnahme der Diversitätsindices und einer deutlichen Änderung der Gemeinschaft. Die dritte Phase (September

bis November 1985; November 1986) deutet nach einem vorübergehenden Anstieg der Diversitätsindices im September bei abnehmenden Individuen- und Artendichten das Ende der Meroplanktonentwicklung zum Winter an. Die Gruppierung der Proben von Juni und September 1986 außerhalb der Hauptgruppen macht deutlich, daß sich das Meroplankton zu diesen Zeiten in einem Übergangstadium befand. Dieses Stadium läßt sich durch hohe Diversitätsindices charakterisieren.

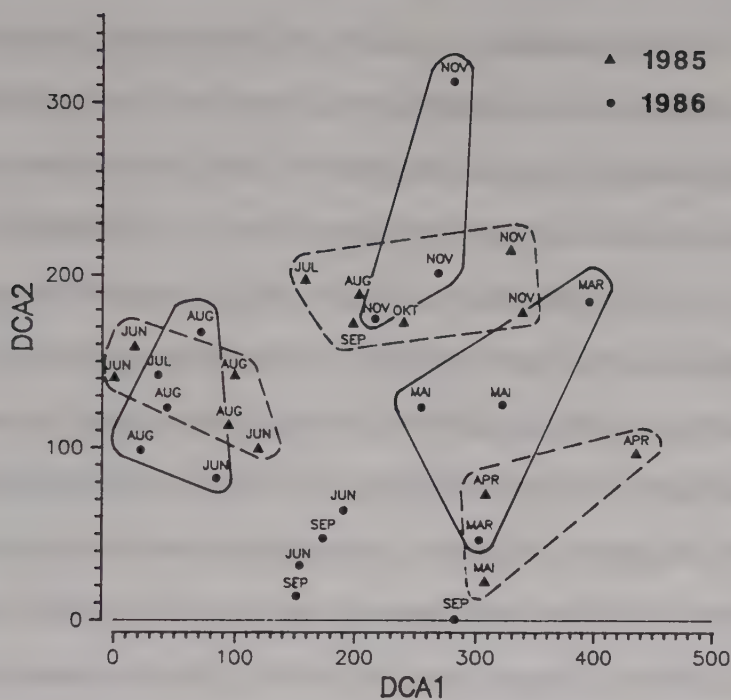


Abb. 16. Anordnung der Meroplankton-Proben von 1985 und 1986 auf der 1. (DCA1, Eigenwert = 0,648) und 2. (DCA2, Eigenwert = 0,399) Ordinationsachse der DECORANA-Analyse. Die Proben wurden entsprechend den Ergebnissen der TWINSPLAN-Analyse (s. Abb.A1, im Anhang) einzelnen Phasen pro Jahr zugeordnet.

Die Anordnung der Proben insbesondere auf der ersten Ordinationsachse ist Ausdruck für die saisonale Variation der Meroplanktongemeinschaft. Die Ordination auf der 1. Achse (DCA1) ist im Spearmanschen Rang-Korrelations-Test mit dem Jahresgang der Temperatur (monatliche Mittelwerte an der FPN) auf dem 5%-Signifikanzniveau korreliert ($r=-0,539, \alpha < 0,01$).

3.6. Diskussion der Planktonentwicklung 1985 und 1986

Die saisonale Entwicklung der Planktongemeinschaft im Untersuchungsgebiet und ihre Klassifizierung als "küstennahe Mischwassergemeinschaft" stimmen gut mit den Erhebungen von BOSSELMANN (1984) und GERDES (1985) über das Zooplankton der Deutschen Bucht aus den Jahren 1982 und 1983 überein.

Der saisonale Zyklus des Holoplankton wird im wesentlichen von den Nahrungsbeziehungen im Plankton bestimmt, die vom Phytoplankton ausgehen. Auf die nach der Phytoplanktonentwicklung im Frühjahr wachsenden Bestände meist herbivorer Copepoden folgen die räuberisch lebenden Coelenteraten und Cladoceren in den Sommermonaten. Aber auch die Appendicularien, die mit Hilfe ihres Gehäuses Nanoplankton aus dem Wasser filtern (ALLDREDGE 1981), nehmen im Sommer zu. Dies steht im Einklang mit Änderungen in der Artenzusammensetzung des Phytoplankton in der Deutschen Bucht. Während das Phytoplankton im Frühjahr von größeren Diatomeen beherrscht wird, werden im Verlauf des Sommers kleinere Formen wie Dino- und Nanoflagellaten dominant (RADACH & BOEHLE-CARBONELL 1988, HESSE 1988). Im Herbst treten dann die Chaetognathen als größere, vagile Räuber vermehrt auf. Die Häufigkeit der Copepoden-Nauplien im Frühjahr und Sommer macht deutlich, daß die Reproduktion der Copepoden an die Phytoplanktonentwicklung angepaßt ist, die bei Helgoland in der Regel zwei Maxima im April/Mai und im August aufweist (RADACH & BOEHLE-CARBONELL 1988). Die Appendicularien, die Coelenteraten sowie das sommerliche Maximum der Copepoden-Nauplien traten 1986 etwa einen Monat später als im Vorjahr auf. Die durch den kalten Winter 1985/86 verzögerte Meroplanktonentwicklung (s.u.) kann zu einer verspäteten Entwicklung zumindest der karnivoren Holoplankter (Coelenteraten und einige Copepoden) geführt haben. Allerdings waren die Dichten des Holoplankton im Frühjahr, die insbesondere auf Copepoden beruhen, in beiden Jahren etwa gleich hoch. COLEBROOK (1984) nimmt an, daß die Zunahme der Copepoden in der Nordsee im Frühjahr von der Größe der Überwinterungsbestände abhängt, die sich, da sie den Winter über nahrungslimitiert sind, nach dem Beginn der Frühjahrs-Phytoplanktonblüte weitgehend unabhängig von der Temperatur weiterentwickeln.

Die Advektion von Nordsee- und Küstenwasser brachte wahrscheinlich mit diesen Wassermassen assoziierte Planktonorganismen in das Untersuchungsgebiet. Eine Veränderung der Planktongemeinschaft nach diesen meist nur wenige Tage andauernden Ereignissen wird anhand der holoplanktischen Leitformen allerdings nicht deutlich. Zwar hat der Vorstoß von Nordseebodenwasser vermutlich das Vorkommen von *Sagitta elegans* und *Aglantha digitale* im Juli und August 1986 begünstigt, beide Arten traten aber bereits im Frühsommer im Untersuchungsgebiet auf. Es erscheint ebenfalls unwahrscheinlich, daß das häufige Vorkommen von *S. setosa* von August bis November hauptsächlich auf den Zustrom von Küstenwasser im Juli und August beider Jahre zurückzuführen ist. Das saisonal unterschiedliche Vorkommen der beiden Chaetognathen in der Deutschen Bucht, das auch durch die Funde von KÜNNE (1952) und BOSSELMANN (1984) bestätigt wird, ist vermutlich eher als Anpassung ihrer Lebensweise und Fortpflanzungsperioden zu sehen. Beide Arten können so unter Vermeidung von Nahrungskonkurrenz zu verschiedenen Zeiten die Vermischungszone von Nordsee- und Küstenwasser in der Deutschen Bucht besiedeln. Beide Arten ernähren sich hauptsächlich von Copepoden (ALVARINO 1965). Das Vorkommen von *S. elegans*, der an das kältere, salzreichere Nordseewasser angepaßten Art, in den Sommermonaten steht in scheinbarem Widerspruch zu den in dieser Jahreszeit erhöhten Temperaturen und niedrigeren Salzgehalten. Allerdings sind die niedrigen Salzgehalte der Deutschen Bucht im Sommer nur im Oberflächenwasser festzustellen (RADACH & BOEHLE-CARBONELL 1988), während im Bodenwasser nach den Daten von BUDEUS (1989) und eigenen Messungen an der FPN kein Jahresgang nachweisbar ist. SOUTHWARD (1984) fand *S. elegans* am Kanaleingang vor Plymouth ebenfalls in großer Dichte im Sommer (April bis September) bei hohen Temperaturen und geringen Salzgehalten, während *S. setosa* nach dem Aufbrechen der thermischen Schichtung von September bis November häufiger auftrat. SOUTHWARD nimmt an, daß die Adulten von *S. elegans* immer unterhalb der Thermokline bleiben, da sie möglicherweise niedrige Temperaturen zur Gonadenreifung benötigen. Im Gegensatz dazu wandern die Jungtiere in die Oberflächenschicht ein, wo sie aufgrund höherer Temperaturen und guten Nahrungsangebots bessere Wachstumsbedingungen antreffen. Diese räumliche Trennung der Altersstadien könnte den Jungtieren in vertikal geschichtetem Wasser einen Vorteil gegenüber den Juvenilen von *S. setosa* verschaffen, da bei

dieser Art sowohl die Adulten als auch die Juvenilen in der gesamten Wassersäule nach Nahrung suchen. Interessant sind in diesem Zusammenhang auch Unterschiede im spezifischen Gewicht und im Räuberverhalten beider Arten, die möglicherweise als Anpassungen an unterschiedliche Wassermassen zu bewerten sind (BONE et al. 1987). *S. elegans* weist demnach durch die Speicherung von Ammonium-Ionen in vakuolisierten Darmzellen ein geringeres spezifisches Gewicht als die verwandte Art auf. Das könnte es ihr ermöglichen, in kaltem, salzreichem Wasser ein Absinken weitgehend zu verhindern, um so bei geringem Energieverbrauch ihrer Beute aufzulauern zu können. Im Gegensatz dazu kann *S. setosa*, die ihre Nahrung in der gesamten Wassersäule sucht, Änderungen in der Temperatur und im Salzgehalt besser tolerieren.

Die an den Stationen ähnlichen saisonalen Veränderungen in der Zusammensetzung und quantitativen Struktur der Meroplanktongemeinschaft bestätigen, daß das Plankton im Untersuchungsgebiet mit der gleichen Wassermasse assoziiert ist, die von den hydrographischen Bedingungen und den holoplanktischen Leitformen als "küstennahes Mischwasser" mit starkem Einfluß salzreicheren Nordseewassers charakterisiert wurde.

Da sich die saisonale Entwicklung des Meroplankton 1985 und 1986 in jeweils drei zeitlich relativ gut übereinstimmende Perioden gliedern läßt, ist anzunehmen, daß die Sukzession des Meroplankton in der Deutschen Bucht alljährlich einem regelmäßigen Muster folgt. Auch in den Jahren 1982 und 1983 wurden vergleichbare saisonale Änderungen festgestellt (BOSELTMANN 1984, GERDES 1985).

Der zeitliche Ablauf der Planktonentwicklung war in der vorliegenden Untersuchung mit dem Jahresgang der Temperatur signifikant korreliert. Daß die Temperatur das Larvenplankton beeinflusst, ist seit langem bekannt. Sie bestimmt nicht nur die Wachstumsrate der Larven (u.a. THORSON 1946), sondern induziert auch die Gonadenreifung und das Ablachen vieler Arten der Makrofauna (u.a. THORSON 1946, FENAUX 1972, OCKELMANN & MUUS 1978, CLARK 1979). Das Nahrungsangebot, das neben der Temperatur das Wachstum und die Mortalität der Larven im

wesentlichen beeinflusst (u.a. THORSON 1946), ist vermutlich für die Entwicklung der hier untersuchten Gemeinschaft ebenfalls von entscheidender Bedeutung gewesen.

Der in beiden Jahren weitgehend übereinstimmende Verlauf der saisonalen Sukzession wird modifiziert durch Unterschiede in den klimatisch-hydrographischen und biotischen Bedingungen zwischen den Jahren. Die im Vergleich zum Vorjahr verzögerte Entwicklung des Meroplankton 1986 beruht wahrscheinlich auf Unterschieden im Zeitpunkt der Reproduktion und des Laichens des Makrozoobenthos. Die Verfügbarkeit der Nahrung wird z.B. als eine wichtige Einflußgröße für die Gametenproduktion betrachtet. CHRISTENSEN & KANNEWORFF (1985) fanden einen deutlichen Anstieg des Wachstums und der Entwicklung der Gonaden bei einigen Suspensions- und Detritusfressern im flachen Wasser des Öresunds nach der Sedimentation von Phytoplanktonblüten. Auch TOWNSEND & CAMMEN (1988) betonen, daß der Zeitpunkt der Planktonblüte im Frühjahr einen signifikanten Effekt auf benthische Stoffwechselraten in küstennahen Regionen gemäßigter Breiten hat. Bei Helgoland wurde im April 1986 eine nur geringe Frühjahrsblüte im Vergleich zu einer enormen Diatomeenblüte im April 1985 festgestellt (GILLBRICHT 1985, 1986). Eine abschließende Bewertung, ob die Reproduktion durch eine geringere Menge an verfügbarer Nahrung 1986 verzögert war, ist nicht möglich, da weder Zeitpunkt und Areal bekannt sind, wo die Planktonreste sedimentiert sind, noch die Reproduktion des Makrozoobenthos im Untersuchungsgebiet direkt gemessen wurde.

Der kalte Winter 1985/86 mit den im Vergleich zum Vorjahr niedrigeren Minimumtemperaturen könnte die Gonadenreifung und das Ablaichen zumindest bei einigen Arten verzögert haben. Aber auch die Entwicklung der Eier und Larven im Wasser war möglicherweise infolge der niedrigeren Temperaturen im Frühjahr verlangsamt. So waren die Oberflächentemperaturen in der östlichen Deutschen Bucht im April 1986 mit 3 bis 4°C ebenfalls niedriger als im April 1985 mit 4 bis 6 °C (DHI, Hamburg, wöchentliche Karten der Oberflächentemperaturen der Nordsee).

Massenentwicklungen von Larven verschiedener Arten treten während der Sukzession des Meroplankton in der Deutschen Bucht anscheinend regelmäßig auf. KRAUSE et al. (1986) beobachteten, daß sich Zooplanktonorganismen, insbesondere Echinodermenlarven, an einer Front in der Deutschen Bucht angereichert hatten. LeFEVRE (1986) gibt mehrere Beispiele einer

solchen Akkumulation von Zooplankton an Fronten. Auch SCHWEIMLER (1988) stellte eine Anhäufung insbesondere der frühen Veliger-Stadien von Muschellarven an der "Friesischen Front" in der südlichen Nordsee fest. Der Frontenproblematik konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht gezielt nachgegangen werden, da eine Probennahme an den im Bodenwasser registrierten Fronten nicht möglich war. Die in den Proben dieser Untersuchung festgestellten Massenentwicklungen einiger Arten mit weit mehr als 100 Ind./m³ waren aber nicht an solche kleinräumigen hydrographischen Strukturen gebunden. Diese Dichten sind wahrscheinlich eher auf lokale Larvenkonzentrationen beschränkt (im Englischen "patches" genannt), die sich über wenige Kilometer ausdehnen können. STAR & MULLIN (1981) geben eine Ausdehnung derartiger Konzentrationen für diverse Copepoden, Chaetognathen und Appendicularien von etwa 200 bis mehr als 6000 m an.

4. Makrozoobenthos (Juvenile)

4.1. Artenliste

In der folgenden Liste sind die in den Benthosproben gefundenen Arten, Gattungen oder höhere Taxa sowie ihr Vorkommen in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen halbquantitativ dargestellt (1 = Einzelfunde, + = 10-100, ++ = 100-1000, +++ = 1000-10000, ++++ = >10000 Ind./0,1m²).

S = Probenserie "Sukzession"
P = Probenserie "Potential"
W = Proben der Substratbehälter, die vom 10.12.1985 bis 26.03.1986 exponiert waren
E = EUT
N = NE FPN

CNIDARIA

Anthozoa:

Anthozoa spp.

Cerianthus sp.

Edwardsia sp.

SPE	++
SP EN	++
S EN	++

PLATHELMINTHES

Turbellaria spp., nicht gezählt

<i>Anaitides groenlandica</i> (OERSTED)	SP EN	++
<i>Anaitides maculata</i> (L.)	SP	+
<i>Anaitides mucosa</i> (OERSTED)	N	++
<i>Anaitides</i> sp.	S N	+
<i>Anaitides subulifera</i> (ELIASON)	SP	+
<i>Aonides paucibranchiata</i> SOUTHERN	E	1
<i>Aricidea jeffreysi</i> (MCINTOSH)	N	+
<i>Autolytus</i> sp.	SP	++
<i>Chaetopterus variopedatus</i> (RENIER)	S	+
<i>Chaetozone setosa</i> MALMGREN	EN	++
<i>Chone duneri</i> MALMGREN	P N	+
Cirratulidae spp.	W	++
<i>Cirriformia tentaculata</i> (MONTAGU)	WS	+
<i>Diplocirus glaucus</i> MALMGREN	E	1
<i>Eteone longa</i> (FABRICIUS)	WSP EN	++
<i>Eteone</i> sp.	SP N	+
<i>Eumida sanguinea</i> (OERSTED)	SP EN	+++
<i>Eumida</i> sp.	SP EN	++
<i>Gattyana cirrosa</i> (PALLAS)	SP	++
<i>Genetylis</i> sp.	N	1
<i>Glycinde nordmanni</i> (MALMGREN)	W P EN	++
<i>Goniada maculata</i> OERSTED	EN	+
<i>Gyptis</i> sp.	PE	+
<i>Harmothoe lunulata</i> (DELLE CHIAJE)	SP	+
<i>Harmothoe</i> sp.	SP EN	+
Hesionidae spp.	S	1
<i>Lanice conchilega</i> (PALLAS)	SP N	++
<i>Laonome kröyeri</i> MALMGREN	S N	+
Lumbrinereidae spp.	W	1
<i>Magelona allenii</i> WILSON	N	1
<i>Magelona filiformis</i> WILSON	EN	+
<i>Magelona papillicornis</i> F.MÜLLER	P EN	++
<i>Magelona</i> sp.	SP EN	++
<i>Mediomastus</i> aff. <i>fragilis</i>	SP EN	+++
<i>Microphthalmus</i> sp.	SP N	++
<i>Myriochele</i> sp.	P	1
<i>Mystides</i> sp.	WSP N	++
<i>Nephtys cirrosa</i> EHLERS	SP EN	++
<i>Nephtys hombergii</i> SAVIGNY	SP EN	+
<i>Nereimyra punctata</i> (O.F.MÜLLER)	S	+
<i>Nereis longissima</i> JOHNSTON	S	++
<i>Nereis</i> sp.	SP N	++
<i>Nereis virens</i> SARS	S	+
<i>Ophelia limacina</i> (RATHKE)	S EN	+
<i>Ophelina acuminata</i> OERSTED	PE	+
<i>Ophiodromus flexuosus</i> (DELLE CHIAJE)	SP	+
<i>Owenia fusiformis</i> DELLE CHIAJE	SP EN	++
<i>Pectinaria koreni</i> MALMGREN	SP EN	+++
<i>Pholoe minuta</i> (FABRICIUS)	SP EN	+++
<i>Poecilochaetus serpens</i> ALLEN	N	+
Polychaeta spp.	WSP EN	++
<i>Polydora ciliata</i> (JOHNSTON)	SP	+
<i>Polydora pulchra</i> CARAZZI	SP	+++
<i>Polygordius</i> sp.	S	1
Polynoidae spp.	S	1
<i>Polyphysia crassa</i> (OERSTED)	W	+++
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (MCINTOSH)	SP	++
<i>Pygospio elegans</i> CLAPAREDE	P	1
Sabellidae spp.	W	++
<i>Scalibregma inflatum</i> RATHKE	SPE	+++
<i>Scolecopsis</i> sp.	SPE	+
<i>Scoloplos armiger</i> (O.F.MÜLLER)	SP EN	+++
<i>Spio filicornis</i> (O.F.MÜLLER)	SP N	++

<i>Spio martinensis</i> MESNIL	EN	++
<i>Spio</i> sp.	S N	+
Spionidae spp.	S E	+
<i>Spiophanes bombyx</i> (CLAPAREDE)	SP EN	++
<i>Sthenelais boa</i> (JOHNSTON)	S	+

ARTHROPODA

Crustacea:

Copepoda:

Harpacticoidea spp., nicht gezählt

Ostracoda:

Ostracoda spp., nicht gezählt

Malacostraca:

Decapoda:

<i>Cancer pagurus</i> L.	SP	+
<i>Carcinus maenas</i> (L.)	S	+
<i>Crangon crangon</i> (L.)	P	1
<i>Galathea intermedia</i> LILLJEBORG	SP	++
<i>Macropipus</i> sp.	SP	++

Cumacea:

<i>Diastylis</i> sp.	WS	+
<i>Eudorella truncatula</i> (BATE)	E	+
<i>Iphinoe trispinosa</i> (GOODSIR)	N	+
<i>Leptostylis villosa</i> SARS	S	1
<i>Pseudocuma longicornis</i> (BATE)	SP EN	++
<i>Pseudocuma similis</i> SARS	P	+

Amphipoda:

<i>Ampelisca brevicornis</i> (COSTA)	SP EN	+
Amphipoda spp.	S	1
<i>Apherusa ovalipes</i> NORMAN & SCOTT	N	1
<i>Bathyporeia elegans</i> WATKIN	EN	++
<i>Bathyporeia nana</i> TOULMOND	E	1
<i>Bathyporeia tenuipes</i> MEINERT	EN	+
<i>Caprella</i> sp.	S N	+
<i>Corophium bonellii</i> G.O.SARS	SP	++
<i>Corophium</i> sp.	SP	++
<i>Gammarus</i> spp.	SP	+
<i>Gitana sarsi</i> BOECK	P	+
<i>Jassa falcata</i> (MONTAGU)	SP	+
<i>Jassa marmorata</i> HOÖMES	SP	++
<i>Jassa</i> sp.	WSP	++
<i>Metopa pusilla</i> G.O.SARS	S	1
<i>Micropotopus maculatus</i> NORMAN	P	1
<i>Perioculodes longimanus</i> (BATE&WESTWOOD)	WSP EN	++
<i>Phthisica marina</i> SLABBER	S	1
<i>Pontocrates altamarinus</i> (BATE & WESTWOOD)	N	1
<i>Protomedeia fasciata</i> KRÖYER	S	+
<i>Pseudoprotella phasma</i> (MONTAGU)	SP	++
<i>Stenothoe marina</i> (BATE)	SP	++
<i>Stenothoe</i> sp.	SP	++
<i>Urothoe</i> sp.	N	++

Pantopoda:

<i>Nymphon</i> sp. LEACH	S	+
--------------------------	---	---

TENTACULATA

Phoronidea:
Phoronis spp.

SP EN +++

ECHINODERMATA

Asteroidea:
Asterias sp.

SP ++

Echinoidea:
Echinocardium cordatum (PENNANT)
Echinocardium sp.
Psammechinus miliaris (GMELIN)
Spatangus purpureus O.F.MÜLLER

SP EN +++
P ++
SP N ++
SP ++

Ophiuroidea:
Amphiura sp.
Ophiothrix fragilis (ABILDGAARD)
Ophiura sp.

W SP EN ++
SP ++
W SP EN +++

ACRANIA

Branchiostoma lanceolatum PALLAS

EN +

Als Hartsubstratbewohner siedelten sich an den Wänden der Substratbehälter im Verlauf des Experiments Hydrozoen der Gattung *Tubularia*, die Miesmuschel *Mytilus edulis*, der Dreikantwurm *Pomatoceros triqueter* (L.), Seepocken der Gattung *Balanus*, Ascidien der Gattung *Ascidia* sowie vereinzelt Anthozoen an.

Tiere der Meiofauna, wie Turbellarien, Nematoden, Harpacticoiden und Ostracoden, die in dieser Untersuchung nicht quantitativ erfaßt wurden, wurden sowohl in den Sedimenten der Vergleichsstationen als auch auf den experimentellen Substraten nachgewiesen. Die Entwicklung der Nematoden ist direkt, während Turbellarien, Harpacticoiden und Ostracoden mit wenigen Ausnahmen benthische Larven haben. Ihr Auftreten auf den experimentellen Substraten weist auf eine Drift von juvenilen oder adulten Stadien oder auf Sedimentverfrachtung hin.

Nur an den Vergleichsstationen wurden vereinzelt adulte Tiere oder Bruchstücke von Polychaeten oder von *Phoronis* spp. gefunden, sowie adulte Amphipoden und Cumaceen.

Die Besiedlung der experimentellen Substrate durch das Makrozoobenthos erfolgte im wesentlichen durch pelagische Larven, da überwiegend frühe postlarvale Stadien im Benthos gefunden wurden. Allerdings kann bei einigen Arten auch eine Drift früher Jugendstadien nicht ausgeschlossen werden (s.Kap.E.4.6.).

Insgesamt wurden 159 verschiedene Arten, Gattungen oder höhere Taxa in den Benthosproben quantitativ erfaßt. Davon entfielen 37 Taxa auf die Mollusken, 70 auf die Polychaeten, 38 auf die Crustaceen, 8 auf die Echinodermen und 6 auf die Gruppe der "Anderen".

In der Probenserie "Sukzession" wurden in beiden Jahren etwa gleich viele und größtenteils identische Taxa angetroffen, nämlich 89 Taxa 1985 und 88 Taxa 1986. In der Probenserie "Potential" wurden weniger Taxa gefunden, nämlich 80 Taxa 1985 und 77 Taxa 1986. Deutlich noch weniger Taxa wurden an den beiden Vergleichsstationen registriert (NE FPN: 59 Taxa 1985 und 61 Taxa 1986; EUT: 49 Taxa 1985 und 54 Taxa 1986). Die etwas höheren Gesamtartenzahlen an den Vergleichsstationen 1986 sind auf die größere Probenzahl in diesem Jahr zurückzuführen. In beiden Substratbehältern, die im Winter 1985/86 exponiert waren, siedelten sich immerhin 24 verschiedene Taxa an.

Das Vorkommen der einzelnen Taxa auf den experimentellen Substraten und an den Vergleichsstationen ist für 1985 und 1986 in der Liste zusammengefaßt (s.o.). 60 von insgesamt 159 Taxa traten nur auf den experimentellen Substraten auf, während 21 Taxa ausschließlich an den Vergleichsstationen gefunden wurden. In der Mehrzahl beider Fälle handelt es sich um Arten, die mit wenigen Individuen auftraten. Die meisten der nur auf den experimentellen Substraten gefundenen Arten sind solche, die auf Kies oder Hartsubstraten vorkommen und denen das Substratgestell geeigneten Lebensraum bot, wie u.a. *Nudibranchia* spp., *Galathea intermedia*, *Jassa* spp., *Asterias* sp., *Spatangus purpureus*, *Ophiothrix fragilis*. Diese Arten rekrutierten sich wahrscheinlich aus den Beständen, die an der Forschungsplattform siedeln.

Die 23 Arten, die mit mehr als 1000 Ind./0,1 m² in großer Dichte auftraten, wurden mit Ausnahme von *Nudibranchia* spp., *Polydora pulchra* und *Polyphysia crassa* sowohl auf den experimentellen Substraten als auch an den Vergleichsstationen angetroffen.

4.2. Statistischer Vergleich der Probenpaare

Bei 9 von 24 untersuchten Benthosprobenpaaren der experimentellen Substrate wurden signifikante Unterschiede im Vorzeichen-Rang-Test von Wilcoxon festgestellt (s.Tab.A4 im

Anhang). An den Vergleichsstationen wurden insgesamt 21 Greiferprobenpaare getestet, von denen sich 4 Paare signifikant unterschieden. Die mehrfach auftretenden Differenzen zwischen den Probenpaaren zeigen, daß die Ansiedlung kleinräumig sehr variabel ist. Infolgedessen werden in den Ergebnissen, mit Ausnahme der numerischen Dominanzen der Haupttaxa und der Rang-Häufigkeitsverteilungen, die Daten einzelner Proben dargestellt.

4.3. Vergleich der im Experiment üblichen Probennahme mit der Probennahme durch Taucher

In 5 von 6 untersuchten Behältern sind die Individuen- und Artenzahlen vergleichbar (Tab.12). Die Probe Nr.81 weist von den übrigen Proben abweichende Werte auf. Wenn man diese Probe als Ausreißer betrachtet und einen Friedmann-Test für die verbleibenden 5 Behälter durchführt, läßt sich ein Effekt der Probennahme auf dem 5%-Niveau nicht mehr absichern.

Auch die Aufstellung der in den Proben gefundenen, minimalen Längen einiger Muscheln und Echinodermen zeigt keine deutlichen Unterschiede zwischen beiden Arten der Probennahme. Bei den kleinsten Stadien, die sich noch nahe der Sedimentoberfläche aufhalten, ist die Gefahr bei der im Experiment üblichen Probennahme weggeschwemmt zu werden, am größten.

Tab. 12. Vergleich der drei von Tauchern geborgenen Substratbehälter mit drei Behältern, die auf die im Experiment "übliche" Weise entnommen wurden.

Probennr.	von Tauchern ge- borgene Behälter			Behälter, ent- nommen wie "üblich"		
	82	83	84	79	80	81
Individuendichte pro 20 cm ²	64	65	63	84	45	15
Artenzahl pro 20 cm ²	13	13	14	16	12	7
minimale Schalenlänge [µm]						
<i>Tellina fabula</i>	350	275	325	275	275	250
<i>Acanthocardia echinata</i>	300	275	300	300	325	400
<i>Montacuta ferruginosa</i>	350	-	400	375	350	-
<i>Ophiura</i> sp.	400	250	300	275	500	250
<i>Echinocardium cordatum</i>	450	500	450	450	375	625

4.4. Ansiedlung und Sukzession im Experiment und an den Vergleichsstationen
1985

4.4.1. Individuen- und Artendichte

Die Individuendichte stieg auf den experimentellen Substraten im Verlauf der Sukzession (Probenserie "Sukzession") von April bis Juni langsam an, erreichte nach einem sprunghaften Anstieg im Juli maximale Werte von 29340 Ind./0,1 m² und nahm bis Dezember deutlich ab (Abb.17). Ähnliche saisonale Variationen wurden auf den Substraten der Probenserie "Potential" festgestellt. In dieser Serie fällt ein leichter Einbruch der Werte Anfang Juni und im August auf. Die Individuendichten an den Vergleichsstationen waren meist niedriger. Allerdings wurde ein sprunghafter Anstieg an der Station NE FPN im August (maximal 35476 Ind./ 0,1 m²) registriert. Schon im Oktober nahm die Dichte wieder ab. An der Station EUT nahmen die Individuenzahlen erst im November bis immerhin 17395 Ind./0,1 m² zu.

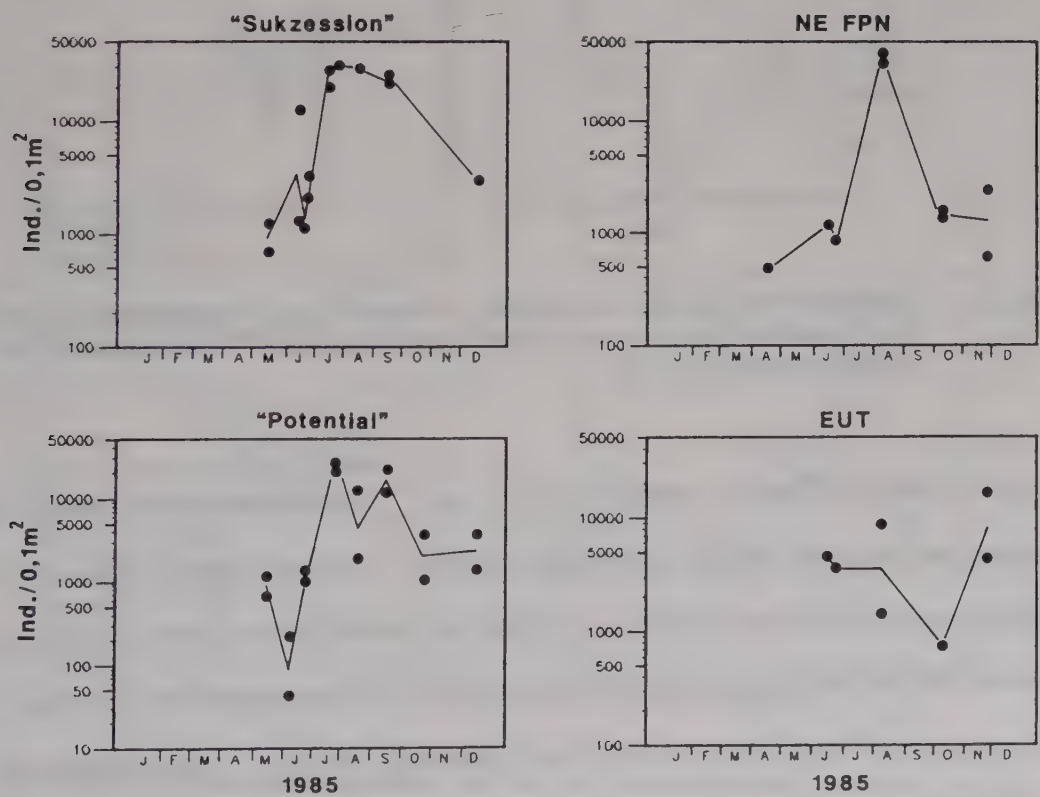


Abb. 17. Saisonale Variation der Individuendichten der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen 1985.

Auf den Substraten der Probenreihe "Sukzession" erreichte die Artendichte, d.h. die Artenzahl pro Probeneinheit, im Verlauf der Sukzession nach einem kontinuierlichem Anstieg ein Maximum von 46 Arten pro 20 cm² bzw. 55 Arten pro 40 cm² im September und fiel im Dezember bis auf 24 Arten pro 20 cm² deutlich ab (Abb.18).

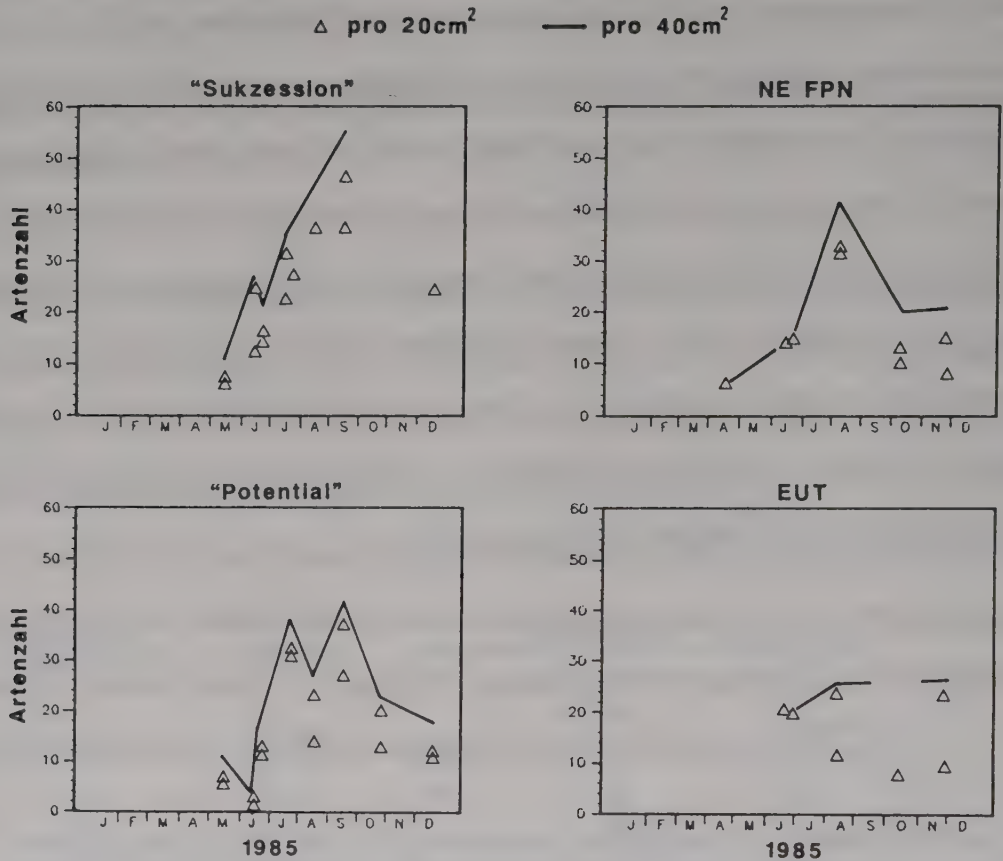


Abb. 18. Saisonale Variation der Artendichte (= Artenzahl pro Probeneinheit, 20 und 40 cm²) der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenreihen und an den Vergleichsstationen 1985.

In den Proben der Serie "Potential" und an den Vergleichsstationen wurden geringere Artendichten gefunden. Auf den Substraten der Serie "Potential" stieg die Dichte bis zu einem Maximum von 37 Arten pro 20 cm² und 41 Arten pro 40 cm² im September. Im Juni und August fallen wie bei den Individuenzahlen geringere Werte auf. Im Dezember wurden nur noch 12 und 11 Arten pro 20 cm² bzw. 18 Arten pro 40 cm² gefunden. An den Vergleichsstationen war ein deutlicher Anstieg an der Station NE FPN im August bis auf 32 Arten pro 20 cm² und 41 Arten pro 40 cm² festzustellen. Schon im Oktober hatte die Artendichte wieder stark abgenommen. An der Station EUT war ein saisonaler Anstieg der Artendichte im Sommer nicht erkennbar.

4.4.2. Arten-Diversität

Auf den experimentellen Substraten der Probenserie "Sukzession" stieg die Diversität bei gleichzeitig hoher Äquität von April bis Juni steil an (Abb.19). Im Juli wurde eine deutliche Abnahme beider Indices registriert. Ab September deutet sich nach einer erneuten zwischenzeitlichen Zunahme eine Abnahme der Diversität zum Jahresende hin an. Auf den Substraten der Serie "Potential" zeichnen sich mit Ausnahme von Juni vergleichbare saisonale Schwankungen ab.

Auch an den Vergleichsstationen variierten die Diversitäts- und Äquitätsindices im Jahresgang. Während an der Station NE FPN wie auf den experimentellen Substraten eine Abnahme im August beobachtet wurde, deutet sich an der Station EUT eine Abnahme erst zum Jahresende hin an.

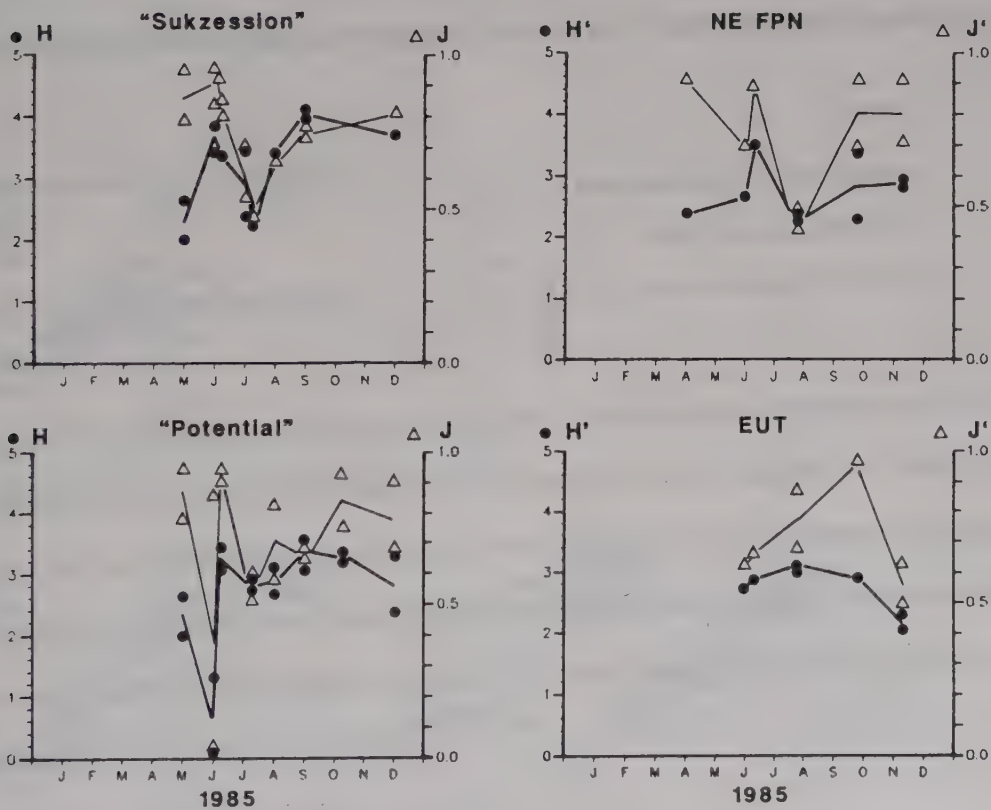


Abb. 19. Saisonale Variation der Diversitäts- (H' , H) und Äquitätsindices (J' , J) der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen 1985.

Rang-Häufigkeitsverteilungen

In der Abb.20 werden die Verteilungen für einzelne Proben (a,b) dargestellt, wenn sich die Benthosprobenpaare signifikant unterscheiden. Trotz der z.T. erheblichen kleinräumigen Variabilität der Ansiedlung lassen die Rang-Häufigkeitsverteilungen eine ähnliche saisonale Entwicklung der quantitativen Struktur der juvenilen Makrofauna im Experiment und im natürlichen Biotop erkennen. Der Kurvenverlauf erklärt die o.g. Schwankungen der Diversitäts- und Äquitätsindices: In der Zeit von April bis Juni waren die Individuenzahlen bei zunehmender Artendichte relativ gleichmäßig auf die Arten verteilt. Dies entspricht dem Anstieg der Diversität bei hoher Äquität. Massenansiedlungen weniger Arten im Juli und August verursachten auf den experimentellen Substraten und an der Station NE FPN den Einbruch der Diversitäts- und Äquitätsindices bei gleichzeitig hoher Artendichte. Die Abnahme der Indices zum Jahresende hin läßt sich an der Station EUT auf die erneute Ansiedlung weniger Arten in großer Dichte zurückführen, während auf den experimentellen Substraten eher der Rückgang der Artendichte dafür verantwortlich ist.

1985

"Sukzession"-gestrichelte Linie

NE FPN=gepunktete Linie

EUT=durchgezogene Linie

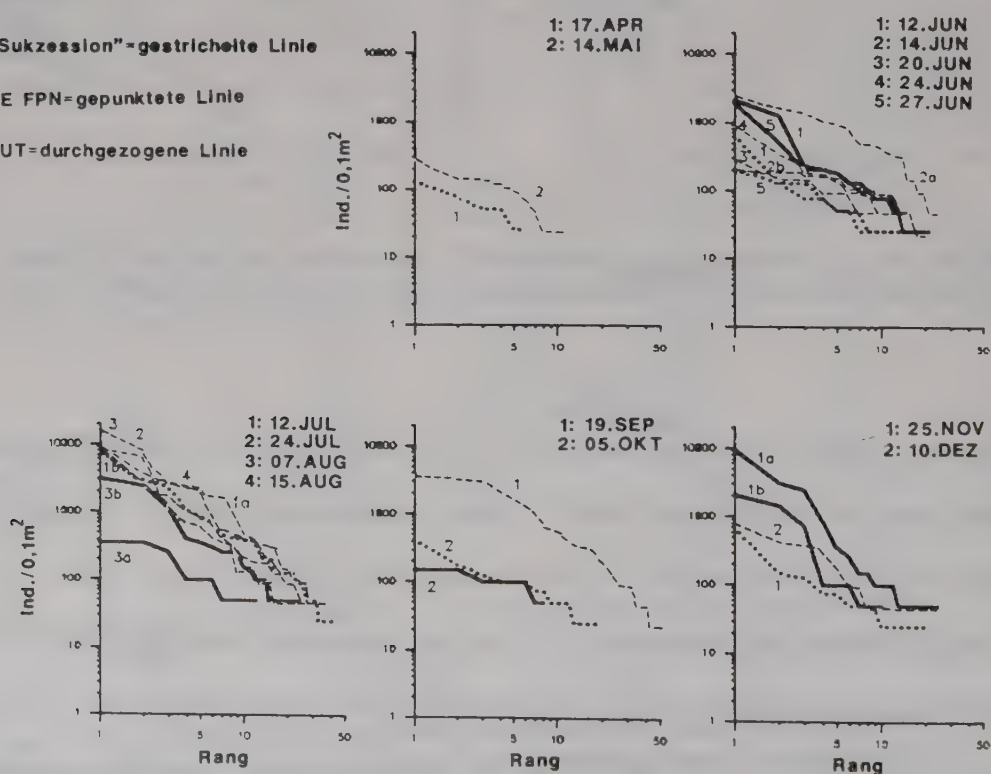
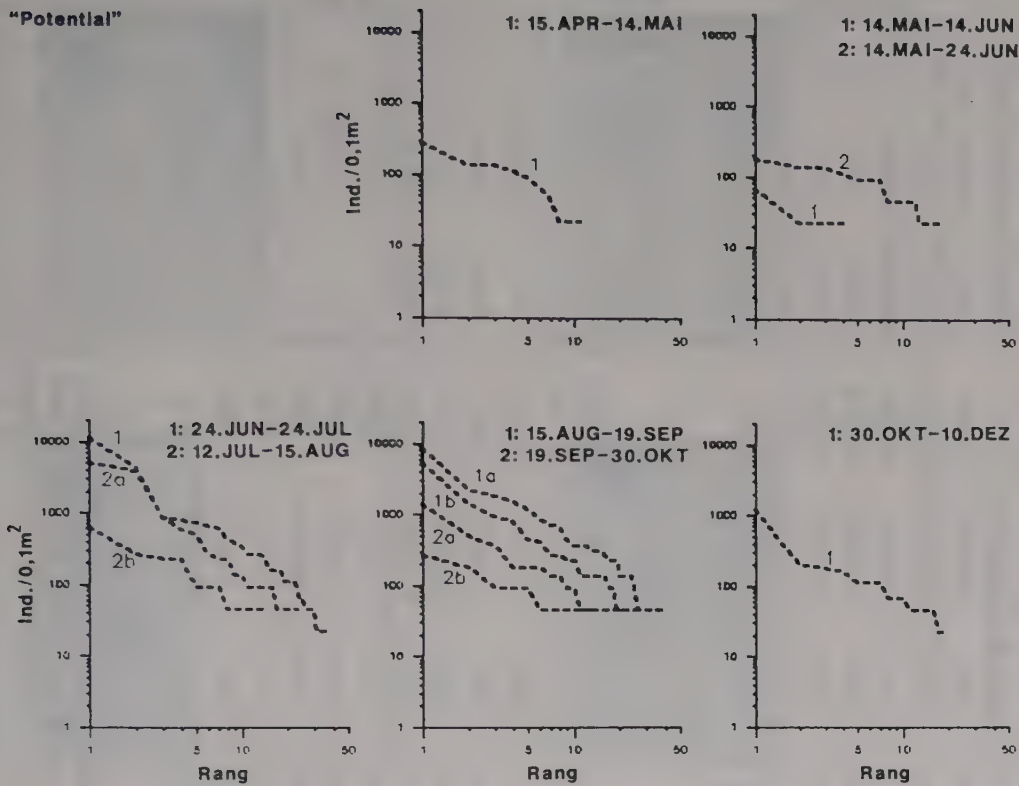


Abb. 20. Rang-Häufigkeitsverteilungen der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenreihen und an den Vergleichsstationen 1985, a und b stellen Rang-Häufigkeitsverteilungen einzelner Proben dar.

Fortsetzung Abb. 20.

"Potential"



4.4.3. Zusammensetzung der Fauna

Numerische Dominanzen der Haupttaxa

Abb.21 zeigt, daß die Mollusken nahezu das ganze Jahr hindurch und besonders im Juni/Juli und November/Dezember dominierten. Große Anteile der Polychaeten wurden im Frühsommer (Mai/Juni) und Herbst (September/Okttober) angetroffen, während die Echinodermen vor allem im Sommer (Juli/August) auftraten. Die Crustaceen waren mit meist nur geringen Anteilen im Herbst und Winter vertreten. In der Zusammensetzung der Haupttaxa zeichnen sich auch lokale Unterschiede ab.

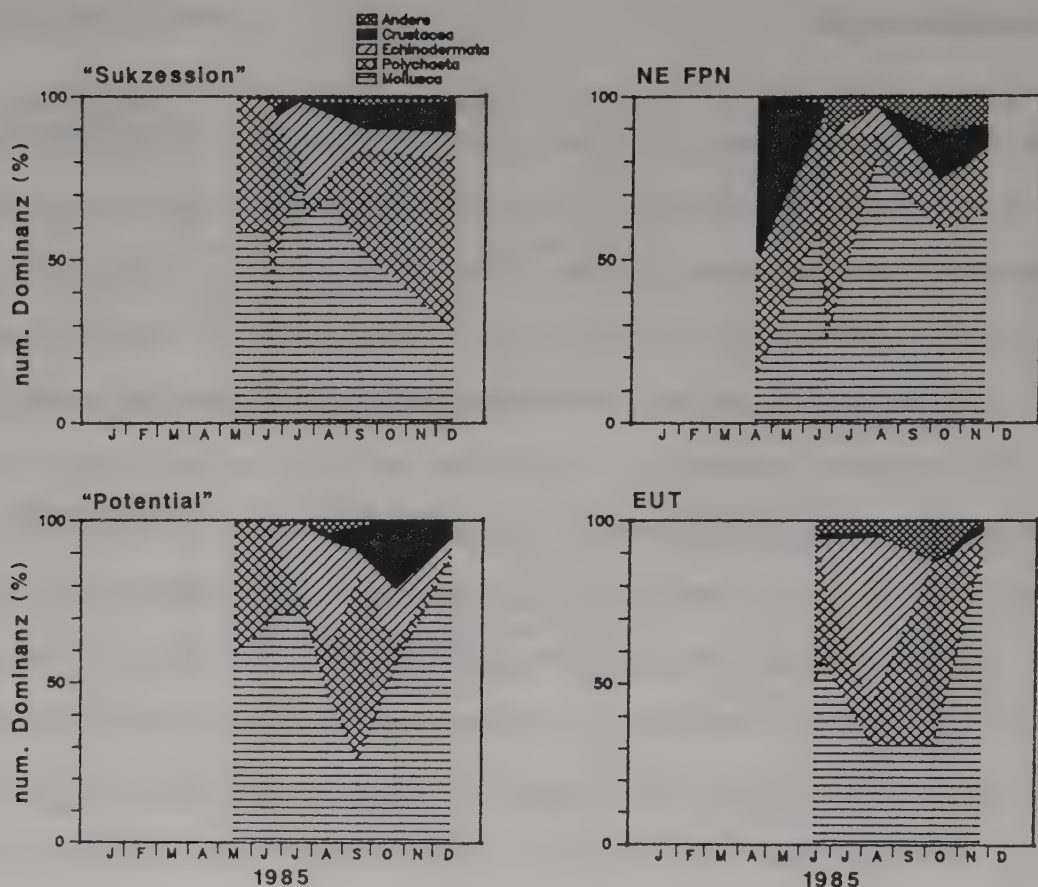


Abb. 21. Numerische Dominanzen der Haupttaxa der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenreihen und an den Vergleichsstationen 1985.

Rangfolge der zehn häufigsten Taxa nach ihrer Abundanz

Als qualitative Ergänzung zu den Rang-Häufigkeitsverteilungen werden die zehn häufigsten Taxa in ihrer Rangordnung in der Tab.13 aufgelistet. Große Dichten von mehr als 1000 Ind./0.1 m² von Jungtieren verschiedener Arten traten sukzessiv im Jahresverlauf auf diesen Rängen auf. Zu den häufig vorkommenden Echinodermen gehören Jungtiere von *Echinocardium cordatum* und *Ophiura* sp.. Die Mollusken waren repräsentiert durch *Nucula* aff. *nitidosa*, *Mya truncata*, *Spisula subtruncata*, *Tellina fabula*, *Venus* aff. *striatula*, *Phaxas pellucidus*, *Lutraria lutraria*, *Modiolus modiolus*, *Montacuta ferruginosa* und *Mysella bidentata*. Jungtiere der Polychaeten *Scalibregma inflatum*, *Pectinaria koreni*, *Eumida sanguinea* und *Polydora pulchra* wurden ebenfalls in großer Anzahl gefunden. Die Massenansiedlungen im Juli und August sind insbesondere *T. fabula*, *E. cordatum* und *Ophiura* sp. zuzuschreiben.

Probenserie SUKKESSION

RANG	MAI 14.05.	JUNI 14.06.(a)	14.06.(b)	JUNI 20.06.	JUNI 24.06.	JULI 12.07.(a)	12.07.(b)	JULI 24.07.	AUGUST 15.08.	SEPTEMBER 19.09.	DEZEMBER 10.12.
1	Mediomastus	Mya	Asterias	Mya	Mya	Tellina	Tellina	Tellina	Tellina	Modiolus	Eumida
2	Nucula	Abra ³	Pectinaria	Pectinaria	Mediomastus	Venus ⁶	Echinocardium	Ophiura	Modiolus	Eumida	Pholoe
3	Venus ⁶	Pectinaria	Mya	Mediomastus	Pectinaria	Ophiura	Pectinaria	Nudibranchia	Ophiura	Montacuta	Myrella
4	Spisula ¹	Ensis	Hiatella	Asterias	Abra ³	Modiolus	Spisula ¹	Echinocardium	Montacuta	Polydora ¹⁴	Abra ³
5	Abra ³	Venus ⁶	Phyllodoceae	Acanthocardia	Eteone	Spisula ¹	Venus ⁶	Phoronis	Echinocardium	Tellina	Ophiura
6	Magelona ⁹	Mediomastus	Anthozoa	Polychaeta	Ensis	Mya	Mya	Opistobranchia	Nudibranchia	Ophiura	Protodromileia
7	Eteone	Eteone	Scoloplos	Phyllodoceae	Ophiura	Echinocardium	Ophiura	Modiolus	Abra ³	Myrella	Protomedeia
8	Mya	Pholoe	Eteone	Polynoidae	Hiatella	Pectinaria	Macra	Mediomastus	Amphura	Gathea	Lanice
9	Natica	Modiolus	Nereis	Nereis	Ensis	Oweria	Myrella	Pholoe	Lanice	Harmothoe	
10	Macoma	Asterias	Venus ⁶	Buccinum	Phyllodoceae	Macra	Phaxas	Venus ⁶	Pectinaria	Abra ³	Natica

Probenserie POTENTIAL

Rang	MAI 15.04.-14.05.	JUNI 14.05.-14.06.	JUNI 14.05.-24.06.	JULI 24.06.-24.07.	AUGUST 12.07.-15.08. (a)	(b)	SEPTEMBER 15.08.-19.09. (a)	(b)	OKTOBER 19.09.-30.10. (a)	(b)	DEZEMBER 30.10.-10.12.
1	Mediomastus	Mya	Venus ⁶	Tellina	Ophiura	Modiolus	Polydora ¹⁴	Polydora ¹⁴	Venus ⁶	Venus ⁶	Venus ⁶
2	Nucula	Lanice	Ensis	Ophiura	Tellina	Anthozoa	Eumida	Eumida	Amphura	Abra ³	Abra ³
3	Venus ⁶	Ensis	Mya	Echinocardium	Modiolus	Venus ⁶	Ophiura	Modiolus	Gathea	Jassa	Montacuta
4	Spisula ⁴	Microphtharmus	Acanthocardia	Phaxas	Polydora ¹⁴	Tellina	Myrella	Montacuta	Abra ³	Gathea	Nucula
5	Abra ³	-	Nereis	Venus ⁶	Abra ³	Myrella	Natica	Ophiura	Nucula	Ophiura	Spisula ¹
6	Magelona ⁹	-	Modiolus	Philine	Phoronis	Montacuta	Spatangus	Nudibranchia	Ophiura	Pseudocaprella	Echinocardium
7	Eteone	-	Abra ³	Nudibranchia	Pholoe	Polydora ¹⁴	Gathea	Anthozoa	Jassa	Spisula ¹	Corbula
8	Mya	-	Eumida	Mya	Jassa	Abra ³	Stenothoe	Myrella	Eumida	Myrella	Mya
9	Natica	-	Polydora ¹³	Myrella	Montacuta	Ophiura	Spio ¹¹	Corophium	Modiolus	Montacuta	Gathea
10	Macoma	-	Asterias	Montacuta	Mya	Phoronis	Tellina	Stenothoe	Montacuta	Pseudocuma	Saxicavella

- 1 Spisula subtruncata
- 2 Spisula solida
- 3 Abra alba
- 4 Abra sp.
- 5 Venus sp.
- 6 Venus aff. sinatula
- 7 Magelona papillicornis
- 8 Magelona liliformis
- 9 Magelona sp.
- 10 Spio maritensis
- 11 Spio filicornis
- 12 Nephtys cirrosa
- 13 Polydora ciliata
- 14 Polydora pukhta

Tab. 13. Rangfolge der 10 häufigsten Taxa der juvenilen Makrofauna nach ihrer Abundanz in den experimentellen Probenserien und an den

Fortsetzung Tab. 13.

NE FPN

Rang	APRIL 17.04.	JUNI 12.06.	JUNI 27.06.	AUGUST 07.08.	OKTOBER 05.10.	NOVEMBER 25.11
1	<i>Bathyporeia</i>	<i>Spisula</i> ¹	<i>Magelona</i> ⁷	<i>Tellina</i>	<i>Venus</i> ⁶	<i>Venus</i> ⁶
2	<i>Magelona</i> ⁸	<i>Magelona</i> ⁷	<i>Mya</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Urothoe</i>	<i>Phoronis</i>
3	<i>Perioculodes</i>	<i>Spiophanes</i>	<i>Anaitides</i>	<i>Lutraria</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Nucula</i>
4	<i>Spisula</i> ¹	<i>Tellina</i>	<i>Chaetozone</i>	<i>Phaxas</i>	<i>Tellina</i>	<i>Chaetozone</i>
5	<i>Magelona</i> ⁷	<i>Bathyporeia</i>	<i>Cerianthus</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Venus</i> ⁵	<i>Tellina</i>
6	<i>Spiophanes</i>	<i>Pectinaria</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Philine</i>	<i>Nucula</i>	<i>Bathyporeia</i>
7	-	<i>Spisula</i> ²	<i>Spisula</i> ¹	<i>Owenia</i>	<i>Montacuta</i>	<i>Spisula</i> ¹
8	-	<i>Chaetozone</i>	<i>Spiophanes</i>	<i>Venus</i> ⁶	<i>Spio</i> ¹⁰	<i>Montacuta</i>
9	-	<i>Spio</i> ¹¹	<i>Scoloplos</i>	<i>Venus</i> ⁵	<i>Spisula</i> ¹	<i>Magelona</i> ⁷
10	-	<i>Ophiura</i>	<i>Ophelia</i>	<i>Spiophanes</i>	<i>Magelona</i> ⁷	<i>Magelona</i> ⁸

EUT

Rang	JUNI 12.06.	JUNI 27.06.	AUGUST 07.08.(a)	07.08.(b)	OKTOBER 05.10.	NOVEMBER 25.11.(a)	25.11.(b)
1	<i>Nucula</i>	<i>Nucula</i>	<i>Ophiura</i>	<i>Ophiura</i>	<i>Venus</i> ⁶	<i>Nucula</i>	<i>Venus</i> ⁶
2	<i>Scalibregma</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Phaxas</i>	<i>Echinocardium</i>	<i>Magelona</i> ⁹	<i>Venus</i> ⁶	<i>Nucula</i>
3	<i>Eteone</i>	<i>Pectinaria</i>	<i>Nucula</i>	<i>Tellina</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Tellina</i>	<i>Tellina</i>
4	<i>Tellina</i>	<i>Eteone</i>	<i>Tellina</i>	<i>Nucula</i>	<i>Eteone</i>	<i>Amphiura</i>	<i>Spisula</i> ¹
5	<i>Spiophanes</i>	<i>Spiophanes</i>	<i>Magelona</i> ⁹	<i>Magelona</i> ⁹	<i>Scoloplos</i>	<i>Philine</i>	<i>Scoloplos</i>
6	<i>Pectinaria</i>	<i>Magelona</i> ⁹	<i>Modiolus</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Tellina</i>	<i>Eteone</i>	<i>Ophiura</i>
7	<i>Cerianthus</i>	<i>Cerianthus</i>	<i>Mactra</i>	<i>Modiolus</i>	<i>Magelona</i> ⁹	<i>Phoronis</i>	<i>Ensis</i>
8	<i>Anaitides</i>	<i>Abra</i> ³	<i>Perioculodes</i>	<i>Phaxas</i>	<i>Owenia</i>	<i>Montacuta</i>	<i>Phoronis</i>
9	<i>Magelona</i> ⁹	<i>Scalibregma</i>	<i>Phoronis</i>	<i>Lutraria</i>	-	<i>Eudorella</i>	<i>Philine</i>
10	<i>Abra</i> ³	<i>Tellina</i>	<i>Owenia</i>	<i>Owenia</i>	-	<i>Edwardsia</i>	<i>Eumida</i>

Während die quantitative Struktur der juvenilen Makrofauna auf den experimentellen Substraten weitgehend mit derjenigen im natürlichen Biotop übereinstimmte (s. Abb. 20), werden qualitative Unterschiede in der Artenzusammensetzung deutlich. Die Periode von April bis Juni zeichnete sich durch unterschiedliche Arten auf den ersten Rängen aus. In der Probenreihe "Sukzession" waren es vor allem die Arten *Mediomastus* aff. *fragilis*, *M. truncata*, *Asterias* sp. und *P. koreni*, und in der Serie "Potential" waren es neben *M. aff. fragilis* und *M. truncata* auch Jungtiere von *Venus* aff. *striatula* und *Ensis* sp.. Im natürlichen Habitat traten zu dieser Zeit Jungtiere von *Bathyporeia elegans*, *Magelona* spp., *Spiophanes bombyx* und *Chaetozone setosa* an der Station NE FPN sowie *Nucula* aff. *nitidosa*, *S. inflatum* und *S. bombyx* an der Station EUT auf diesen Rängen auf. Im Juli und August waren die sich massenhaft ansiedelnden Arten *T. fabula*, *E. cordatum* und *Ophiura* sp. allerdings in allen Proben auf den vorderen der ersten zehn Ränge vertreten. Im Herbst (Oktober /November) waren an beiden Vergleichsstationen die vorderen Ränge von *V. aff.*

striatula, *N. aff. nitidosa*, *T. fabula* und *Phoronis* spp. besetzt, während auf den experimentellen Substraten von September bis Dezember wieder andere Arten auftraten, wie *P. pulchra*, *E. sanguinea*, *M. modiolus* und *Pholoe minuta* in der Probenserie "Sukzession", und *P. pulchra*, *E. sanguinea*, *V. aff. nitidosa* und *Abra alba* in der Serie "Potential".

4.4.4. Ansiedlung und Sukzession im Jahresverlauf dokumentiert mit multivariaten Verfahren

Die experimentellen Substrate der Probenserie "Sukzession" lassen sich 3 Gruppen zuordnen (Abb.22, vergl. dazu auch Dendrogramme der Clusteranalyse und des TWINSpan-Verfahrens, Abb.A2 im Anhang). Dabei bilden die Proben von Mai bis Juni, von Juli und von August bis Dezember getrennte Cluster, woraus drei Phasen der frühen Sukzession im Jahresverlauf abgeleitet werden. Im Jahresverlauf kommt es zu einer Verschiebung der Proben insbesondere auf der ersten Ordinationsachse, d.h. die Assoziation entwickelt sich beständig weiter, ohne in einen anfänglichen Zustand zurückzukehren.

In der Probenserie "Potential" läßt sich nur aus den Ergebnissen des TWINSpan- und DECORANA-Verfahrens eine sinnvolle Gruppierung oder Ordination der Proben ableiten (Abb. 22 und Abb.A3 im Anhang). Die Proben von Mai, von Juni bis Juli und von August bis Dezember werden getrennten Clustern zugeordnet. In dieser Probenserie kommt es im Jahresgang zu einer Verschiebung der Proben auf den Ordinationsachsen, die einen zyklischen Verlauf andeuten, wobei sich die Winterproben wieder den Proben vom Frühjahr annähern.

An beiden Vergleichsstationen NE FPN und EUT erbrachten die Klassifikations-Verfahren keine sinnvolle Gruppierung der Proben (Abb.A4 und A5 im Anhang), was möglicherweise mit der geringen Probenzahl zusammenhängt. In der DECORANA-Analyse ist lediglich zu erkennen, daß sich die Proben von August deutlich von den übrigen Proben unterscheiden (Abb.22).

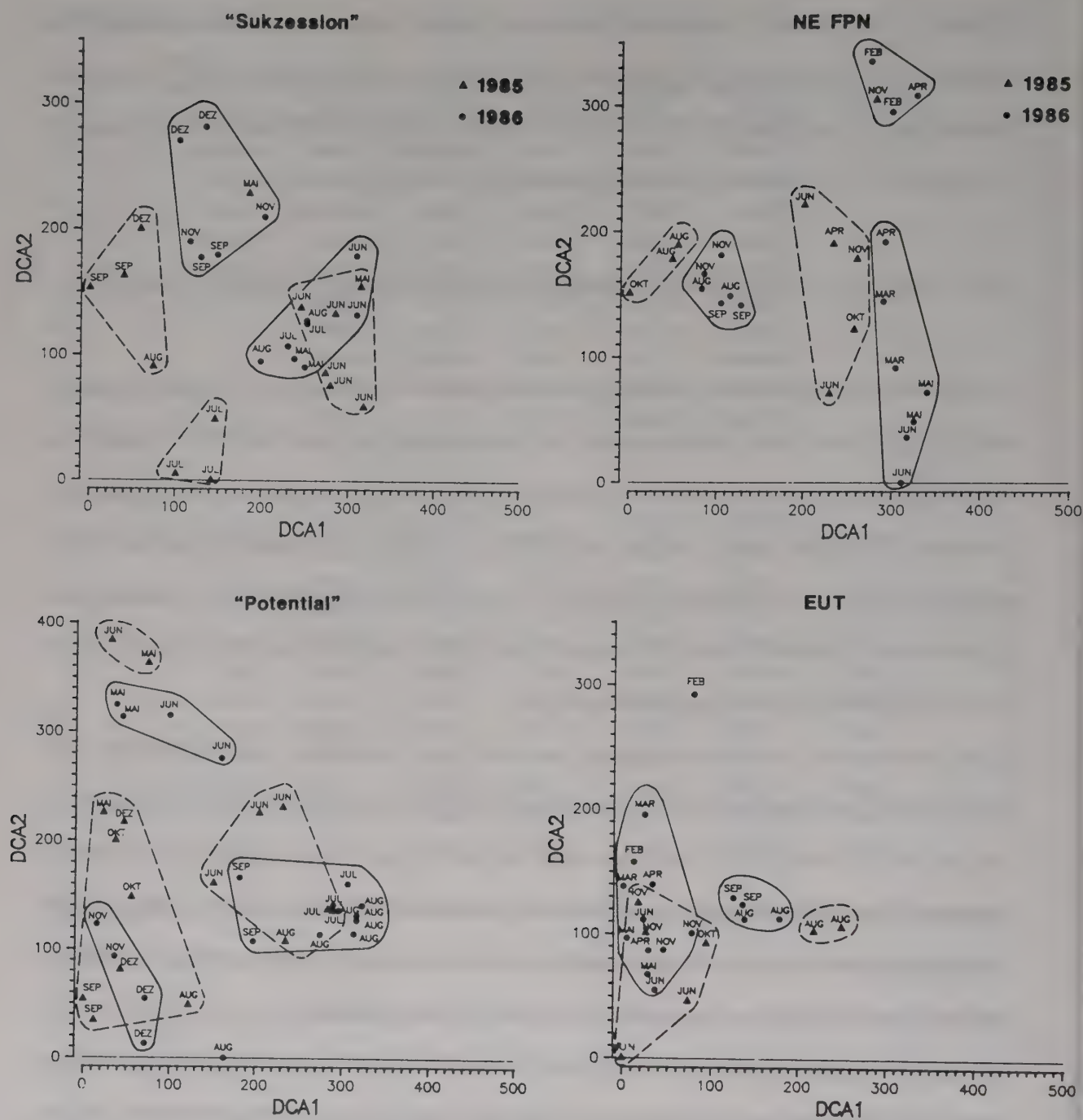


Abb. 22. Anordnung der Benthosproben von 1985 und 1986 auf der 1. (DCA1.) und 2. (DCA2.) Ordinationsachse der DECORANA-Analyse.

"Sukzession"	:	DCA1, Eigenwert = 0,519; DCA2, Eigenwert = 0,335
"Potential"	:	DCA1, Eigenwert = 0,657; DCA2, Eigenwert = 0,373
EUT	:	DCA1, Eigenwert = 0,553; DCA2, Eigenwert = 0,275
NE FPN	:	DCA1, Eigenwert = 0,624; DCA2, Eigenwert = 0,277.

4.4.5. Gesamtbetrachtung der Makrozoobenthosentwicklung 1985

Der Verlauf der Sukzession auf den experimentellen Substraten stellt sich insgesamt wie folgt dar: In der ersten Phase von April bis Juni stiegen die Individuen- und Artendichten langsam an. Die zweite Phase im Juli ist gekennzeichnet durch die Massenansiedlungen weniger Arten, wodurch zuerst die Individuenzahlen sprunghaft anstiegen. Die Dichten dieser Arten hatten bereits einen Monat später deutlich abgenommen, so daß sich ein Übergang zur dritten Phase (von August bis Dezember) abzeichnete. Bis September siedelten sich immer mehr Arten in z.T. relativ hohen Dichten an. Zum Jahresende hin erreichten die Individuen- und Artendichten etwa das Niveau der Vergleichsstationen. Auch die Arten-Diversität ging leicht zurück.

Hinsichtlich des Besiedlungspotentials (Probenserie "Potential") läßt sich ein ähnlicher Jahresgang mit drei Phasen verfolgen. Allerdings wurden in diesen Proben Anfang Juni und im August deutlich weniger Individuen und Arten gefunden. Auch insgesamt wurden in dieser Serie weniger Arten angetroffen.

Insgesamt noch weniger Arten traten jeweils an den Vergleichsstationen auf. An der Station NE FPN war der Jahresgang der Individuen- und Artendichte sowie der Arten-Diversität ähnlich wie auf den experimentellen Substraten. An der Station EUT zeichnete sich erst zum Jahresende durch die Ansiedlung weniger Arten in großer Dichte eine deutliche Veränderung in der Jungtierfauna ab.

Obwohl die quantitativen Parameter eine recht gute Übereinstimmung zwischen der Ansiedlung und Sukzession auf den experimentellen Substraten und im natürlichen Biotop, zumindest an der Station NE FPN zeigen, werden qualitative Unterschiede in der Zusammensetzung der Fauna besonders auf dem Niveau der Arten/Gattungen deutlich. Während von April bis Juni und von September bis Dezember jeweils unterschiedliche Arten auf den ersten Rängen auftraten, waren im Juli und August die sich massenhaft ansiedelnden Arten *Tellina fabula*, *Echinocardium cordatum* und *Ophiura* sp. in allen Proben dominant. Fast alle der zu Beginn der Sukzession auf den experimentellen Substraten häufigen Arten waren in der dritten Phase von den ersten zehn

Rängen verschwunden. Im Gegensatz dazu hatten an den Vergleichsstationen viele der im April und Juni häufig auftretenden Arten zum Jahresende wieder die ersten Ränge eingenommen. Diese Feststellung bezieht sich allerdings nur auf die Individuenzahlen der Arten, da quantitative Angaben über die Dominanz der Biomasse fehlen. Zumindest von einigen der am Anfang der Sukzession auf den experimentellen Substraten häufigen Arten wurden noch vereinzelt größere Individuen am Jahresende gefunden.

4.5. Ansiedlung und Sukzession im Experiment und an den Vergleichsstationen 1986 (im Vergleich zu 1985)

4.5.1. Individuen- und Artendichte

Die Individuendichte auf den Substraten der Probenserie "Sukzession" hatte schon im Mai und Juni höhere Werte als 1985 erreicht (Abb.23). Von Juni bis November wurden gleichbleibend hohe Dichten gefunden (etwa 10000 Ind./ 0,1 m²). Ein sprunghafter Anstieg der Individuenzahlen, wie er im Juli 1985 registriert wurde, fehlte in diesem Jahr. Die Individuenzahlen waren von Juli bis September deutlich niedriger als im Vorjahr, während sie im Dezember mit einem Anstieg auf 15030 Ind./0,1 m² höher waren.

Die Individuenzahlen auf den Substraten der Serie "Potential" zeigten bei geringeren Dichten einen ähnlichen saisonalen Verlauf mit ebensolchen Unterschieden zum Vorjahr. Im Vergleich zur Probenserie "Sukzession" siedelten sich deutlich weniger Individuen im August und September an. Über den Winter, d.h. von Dezember 1985 bis März 1986, hatten sich mit 5850 bzw. 8055 Ind./0,1 m² recht viele Tiere angesiedelt.

Auch an den Vergleichsstationen traten die Jungtiere in geringeren Dichten auf. Während an der Station EUT wie 1985 ein fast stetiges Ansteigen der Werte bis November festgestellt wurde, zeichneten sich an der Station NE FPN stärkere saisonale Schwankungen ab. Im Vergleich zum Vorjahr sind an dieser Station die gleichen Unterschiede wie auf den experimentellen Substraten

festzustellen, nämlich höhere Dichten im April und Mai, ein geringerer sommerlicher Anstieg und wieder etwas höhere Werte im November.

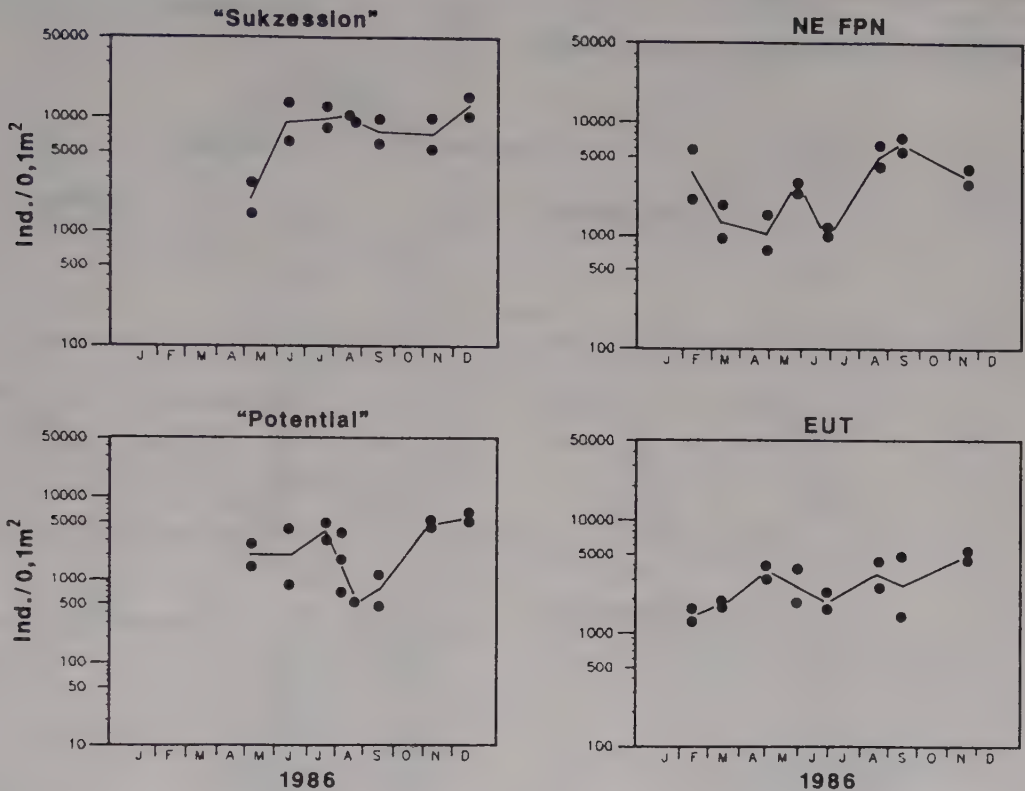


Abb. 23. Individuendichten der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen 1986.

Auf den Substraten der Probenserie "Sukzession" nahm die Artendichte wie 1985 kontinuierlich bis September zu (Abb.24). Die Maxima waren allerdings mit 38 Arten pro 20 cm² und 44 Arten pro 40 cm² etwas niedriger als im Vorjahr. Dagegen wurden im Dezember mit 30 Arten pro 20 cm² und 41 Arten pro 40 cm² höhere Werte festgestellt.

Auf den Substraten der Serie "Potential" und an den Vergleichsstationen wurden wie 1985 geringere Artendichten als in der Probenserie "Sukzession" gefunden.

In der Serie "Potential" fallen niedrige Werte im August und September auf. Auch diese Substrate wiesen im November und Dezember mit maximal 26 Arten pro 20 cm² bzw. 34 Arten pro 40 cm² höhere Dichten als 1985 auf. In den im Winter 1985/86 exponierten Behälter hatten sich immerhin 24 Arten pro 40 cm² angesiedelt.

An der Station NE FPN variierten die Werte von 6 bis 21 Arten pro 20 cm² und von 11 bis 28 Arten pro 40 cm². Auch an dieser Station war die Artendichte im August deutlich niedriger als im Vorjahr. An der Station EUT lag die Dichte mit 5 bis 20 Arten pro 20 cm² und 11 bis 22 Arten pro 40 cm² in der gleichen Größenordnung wie im Vorjahr.

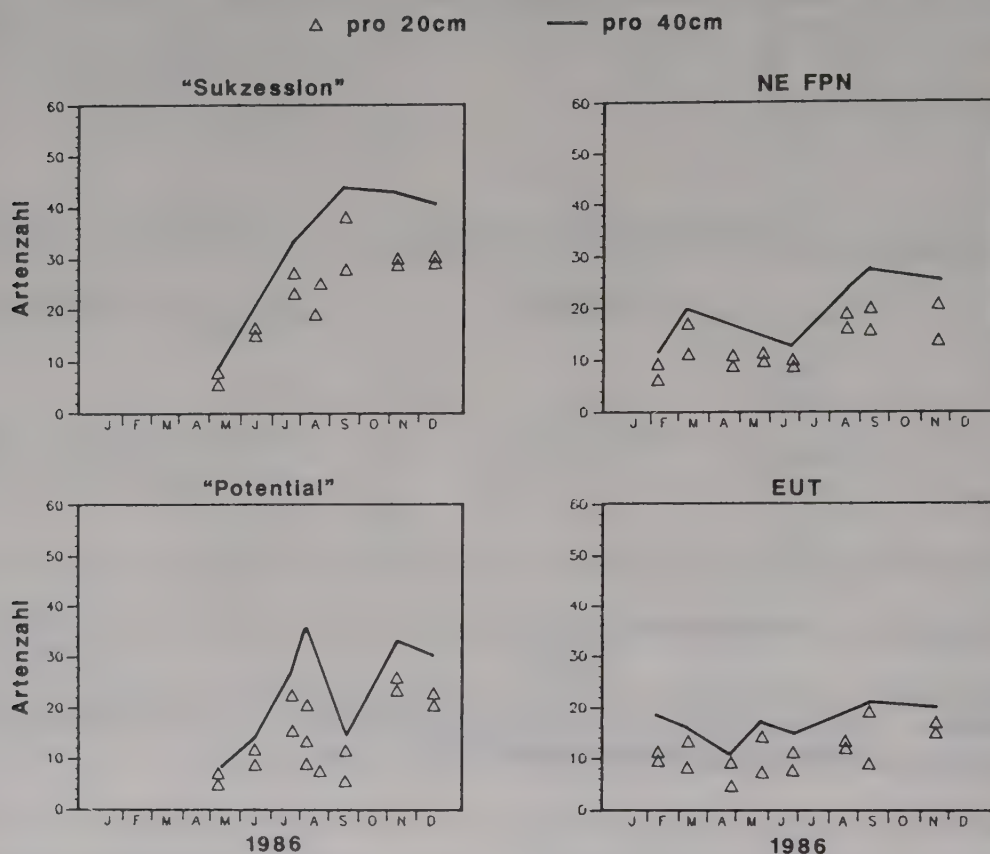


Abb. 24. Saisonale Variation der Artendichte (=Artenzahl pro Probeneinheit, 20 und 40 cm²) der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenerserien und an den Vergleichsstationen 1986.

4.5.2. Arten-Diversität

Die Indices der Diversität und Äquität nahmen zu Beginn der Sukzession (Probenerserie "Sukzession") von April bis September zu (Abb.25). Im Vergleich zu 1985 waren die Werte im Mai und Juni niedriger, und nur im August wurde ein leichter Einbruch der Werte festgestellt. Zum Jahresende hin nahmen beide Indices ab und erreichten etwa gleiches Niveau wie 1985.

Auf den Substraten der Serie "Potential" zeichnet sich mit Ausnahme von September ein ähnlicher saisonaler Verlauf ab.

An den Vergleichsstationen nahmen die Diversitäts- und Äquitätsindices ebenfalls von April bis August beziehungsweise September zu und zum Jahresende hin ab.

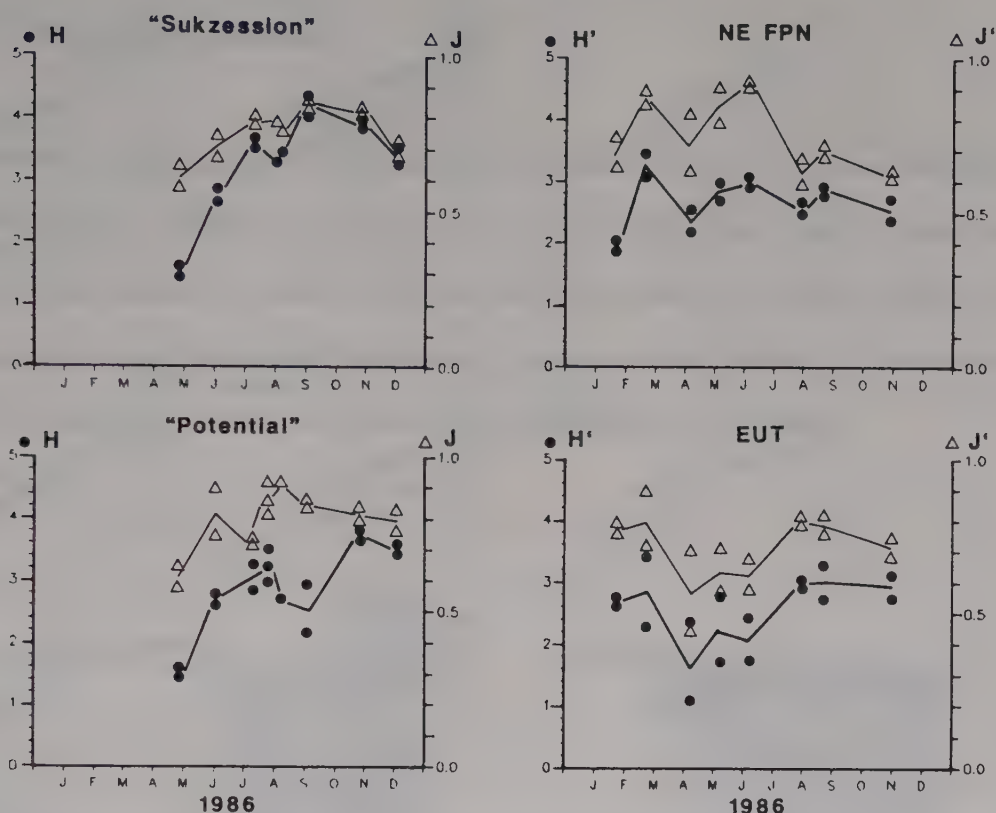


Abb. 25. Indices der Diversität (H' , H) und Äquität (J' , J) der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen 1986.

Rang-Häufigkeitsverteilungen

Auch 1986 lassen die Kurven der Abb.26 eine weitgehende Übereinstimmung der quantitativen Struktur der juvenilen Makrofauna auf den experimentellen Substraten und im natürlichen Biotop erkennen. Es wurden keine so ausgeprägten Massenansiedlungen weniger Arten wie im Vorjahr registriert. In der ersten Jahreshälfte hatten sich jedoch im Vergleich zu 1985 einige Arten bereits in größeren Dichten angesiedelt, was die niedrigeren Diversitätsindices zu dieser Zeit erklärt. Da immer mehr Arten in größerer Individuenzahl auftraten, flachten die Kurven von Juli bis September ab, so daß beide Indices anstiegen. Die leichte Abnahme der Indices zum Jahresende hin ist auf eine erneute Zunahme der Individuenzahlen der Arten auf den ersten Rängen zurückzuführen.

1986

"Sukzession"=gestrichelte Linie

NE FPN=gepunktete Linie

EUT=durchgezogene Linie

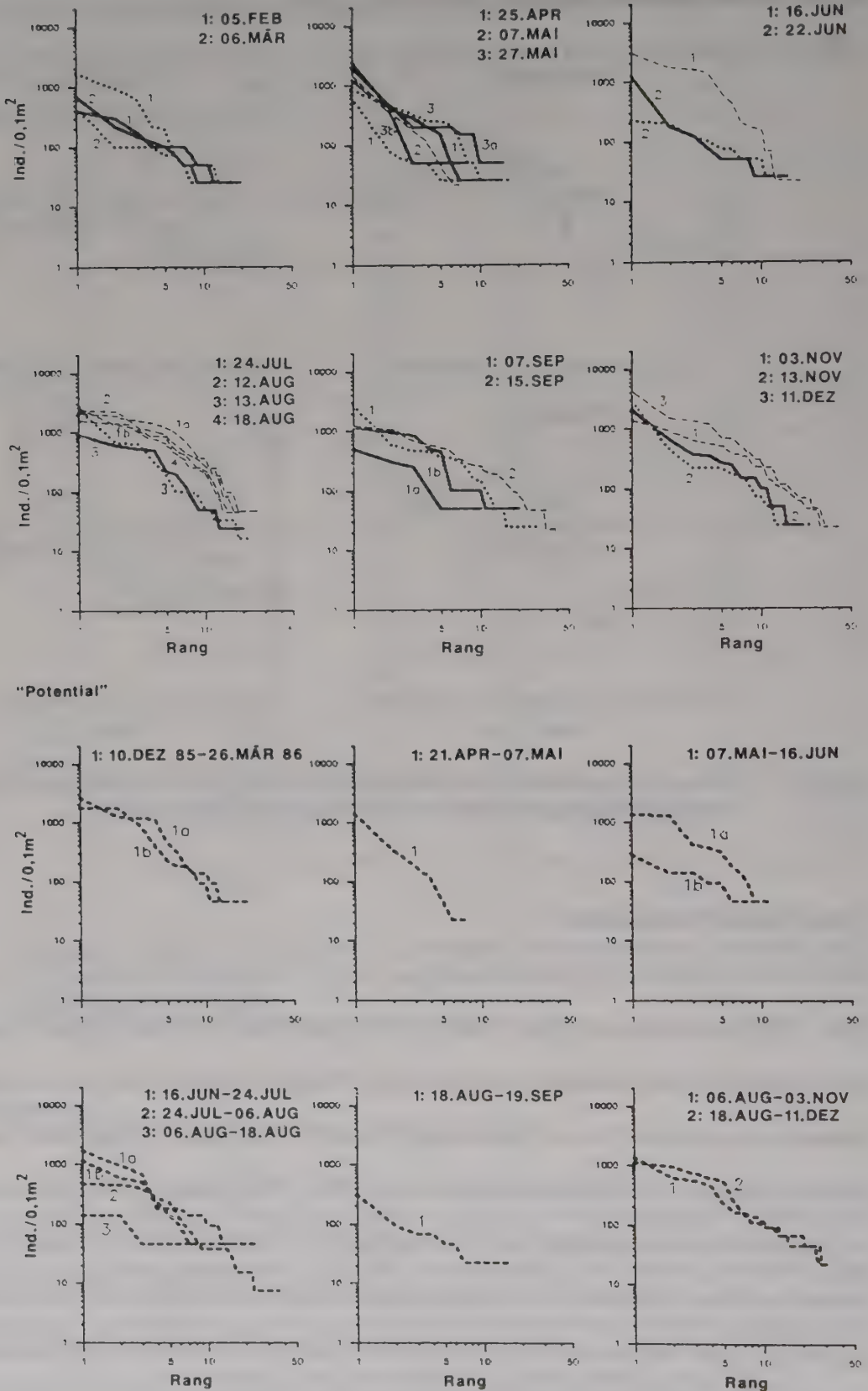


Abb. 26.

Rang-Häufigkeitsverteilung der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen 1986; a und b stellen Rang-Häufigkeitsverteilungen einzelner Proben dar.

4.5.3. Zusammensetzung der Fauna

Numerische Dominanzen der Haupttaxa

Die Zusammensetzung der juvenilen Makrofauna war charakterisiert durch die hohen Anteile der Mollusken mit Maxima von Februar bis Mai und von Oktober bis Dezember (Abb. 27). Wie schon 1985 traten die Echinodermen vor allem im Sommer und die Crustaceen im Herbst und Winter auf. Im Gegensatz zum Vorjahr blieben die Polychaeten dominant von Mai bis August. Geringe lokale Unterschiede werden auch 1986 in der Zusammensetzung der Haupttaxa deutlich.

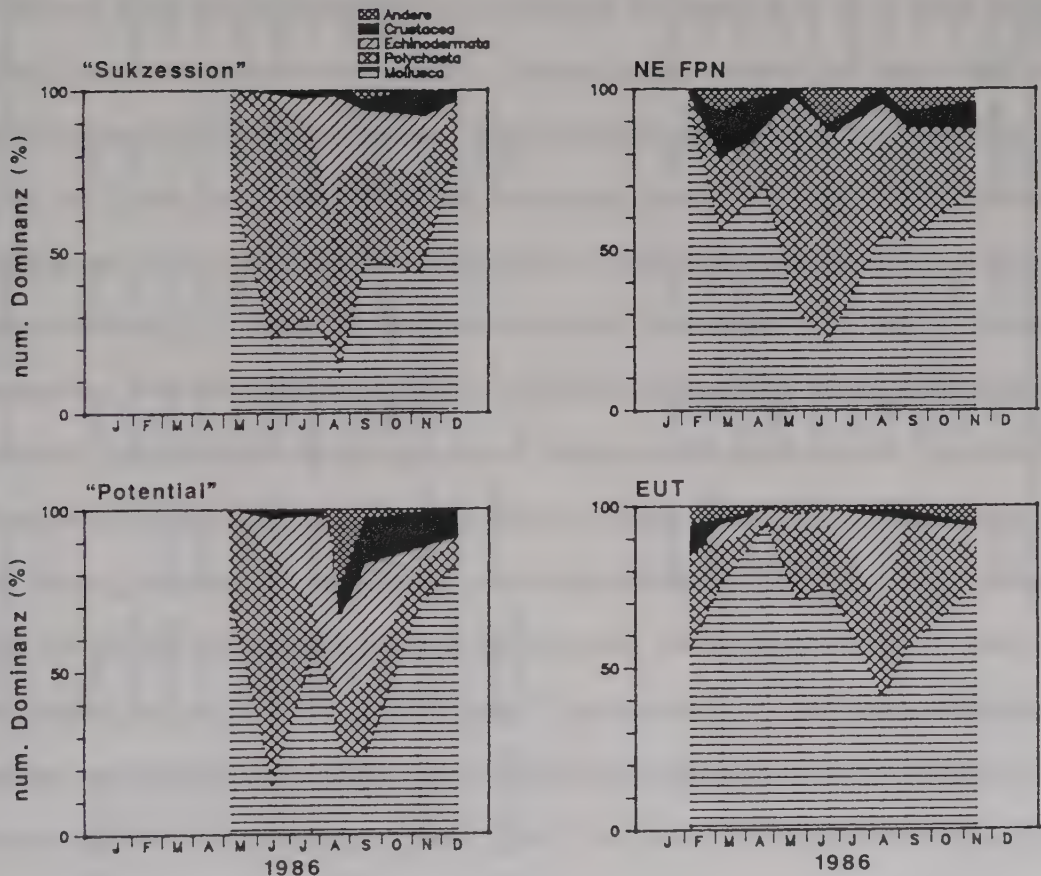


Abb. 27. Numerische Dominanzen der Haupttaxa der juvenilen Makrofauna in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen 1986.

Rangfolge der zehn häufigsten Taxa nach ihrer Abundanz

Tab.14 gibt die zehn häufigsten Taxa in ihrer Rangordnung wieder. Auch 1986 wurden Jungtiere verschiedener Arten mit großen Dichten ($>1000 \text{ Ind./}0.1 \text{ m}^2$) auf diesen Rängen angetroffen. Häufig vorkommende Echinodermen waren wieder die Jungtiere von *Echinocardium cordatum* und *Ophiura* sp.. Die Mollusken waren wie schon 1985 durch *Nucula* aff. *nitidosa*, *Mya truncata*, *Venus* aff. *striatula*, *Spisula subtruncata*, *Tellina fabula*, *Montacuta ferruginosa* und *Modiolus modiolus* sowie außerdem durch *Abra alba* repräsentiert. Auch die Jungtiere der Polychaeten *Polyphysia crassa*, *Mediomastus* aff. *fragilis*, *Scoloplos armiger*, *Pectinaria koreni* und *Pholoe minuta* hatten sich in großer Dichte angesiedelt.

Auf den experimentellen Substraten beider Probenerserien waren im Mai und Juni neben den Arten *V. aff. striatula*, *M. truncata* und *M. aff. fragilis*, die schon im Vorjahr auf den vordersten Rängen vertreten waren, vor allem die Polychaeten *S. armiger* und *P. minuta* dominant. Die genannten Arten traten auch an den Vergleichsstationen auf den ersten zehn Rängen auf. Die ersten Ränge wurden an der Station EUT jedoch meist von *N. aff. nitidosa* und *V. aff. striatula* und an der Station NE FPN von *V. aff. striatula*, *Magelona papillicornis*, *Chaetozone setosa* und *Nephtys cirrosa* besetzt. Im Juli und August traten wieder Jungtiere von *T. fabula*, *E. cordatum* und *Ophiura* sp. insbesondere in der Probenserie "Potential" und an der Station NE FPN auf den vordersten Rängen auf. Auf den Substraten der Serie "Sukzession" und an der Station EUT blieben in dieser Zeit diejenigen Arten auf den ersten Rängen, die schon zu Beginn der Sukzession dominant waren. Von September bis Dezember gewannen weitere Arten an Bedeutung, wie *M. ferruginosa*, *A. alba*, *S. subtruncata* und *M. modiolus* auf den experimentellen Substraten und *Eumida sanguinea*, *Spio* spp., *M. ferruginosa*, *Phoronis* spp. und *Perioculodes longimanus* an den Vergleichsstationen. In der Probenserie "Sukzession" und im natürlichen Biotop gehörten jedoch die im Frühjahr dominanten Arten (v.a. *M. aff. fragilis*, *S. armiger* und *P. minuta*) weiterhin zu den zehn häufigsten.

Probenserie SUKZSSION

Rang	MAI 07.05.	JUNI 16.06.	JULI 24.07.(a)	24.07.(b)	AUGUST 12.08.	AUGUST 18.08.	SEPTEMBER 15.09.	NOVEMBER 03.11.	DEZEMBER 11.12.
1	Venus 6	Pholoe	Pholoe	Mediomastus	Echinocardium	Mediomastus	Ophiura	Ophiura	Abra 3
2	Scoloplos	Mya	Mediomastus	Pectinaria	Ophiura	Pectinaria	Montacuta	Mediomastus	Spisula 1
3	Mediomastus	Mediomastus	Tellina	Tellina	Pectinaria	Echinocardium	Pholoe	Montacuta	Modiolus
4	Polychaeta	Scoloplos	Pectinaria	Scoloplos	Pholoe	Scoloplos	Mediomastus	Abra 3	Montacuta
5	Spisula 1	Nereis	Scoloplos	Echinocardium	Mediomastus	Ophiura	Tellina	Nucula	Pholoe
6	Artica	Microphthalmus	Mya	Mya	Scoloplos	Pholoe	Scoloplos	Nudibranchia	
7	Abra 3	Pectinaria	Microphthalmus	Pholoe	Abra 3	Mya	Mysella	Spisula 1	Nucula
8	Mya	Tellina	Echinocardium	Abra 3	Tellina	Abra 3	Pholoe	Scoloplos	
9	-	Nucula	Ophiura	Ophiura	Mya	Microphthalmus	Spisula 1	Galathea	Mediomastus
10	-	Asterias	Abra 3	Philine	Microphthalmus	Nereis	Phaxas	Caecum	Mysella

Probenserie POTENTIAL

Rang	MÄRZ 10.12.85-26.03.86 (a)	(b)	MAI 21.04.-07.05.	JUNI 07.05.-16.06. (a)	(b)	JULI 16.06.-24.07. (a)	(b)	AUGUST 24.07.-06.08.	06.08.-18.08.	18.08.-15.09.	06.08.-03.11.	18.08.-11.12.
1	Mya	Mya	Venus 6	Asterias	Mediomastus	Tellina	Tellina	Echinocardium	Nudibranchia	Ophiura	Nucula	Abra 3
2	Polyphysia	Polyphysia	Scoloplos	Mya	Pholoe	Pectinaria	Echinocardium	Tellina	Anthozoa	Eumida	Abra 3	Montacuta
3	Abra 3	Abra 3	Mediomastus	Pholoe	Mya	Echinocardium	Ophiura	Ophiura	Ophiura	Mya	Montacuta	Nudibranchia
4	Nucula	Nucula	Polychaeta	Abra 3	Asterias	Pholoe	Pectinaria	Acanthocardia	Polydora	Galathea	Venus 6	Modiolus
5	Ophiura	Amphura	Spisula 1	Mediomastus	Microphthalmus	Philine	Opistobranchia	Ophiotrix	Echinocardium	Macropus	Sienothoe	Nucula
6	Polychaeta	Polychaeta	Artica	Pectinaria	Scoloplos	Abra 3	Abra 3	Philine	Ophelina	Lance	Corophium	Spisula 1
7	Amphura	Venus 6	Abra 3	Nereis	Jassa	Acanthocardia	Pholoe	Lutaria	Psammecinus	Anthozoa	Spisula 1	Pholoe
8	Montacuta	Saxicavella	Mya	Scoloplos	Nereis	Buccinum	Acanthocardia	Phaxas	Macropus	Mediomastus	Caecum	Jassa
9	Spisula 1	Cirratulidae	-	Galyana	Pectinaria	Ophiura	Artica	Pectinaria	-	Nudibranchia	Amphura	Venus 6
10	Venus 6	Montacuta	-	Mysella	Macra	Macra	Hiatella	Abra 4	Ophiura	Opistobranchia		

- 1 Spisula subtruncata
- 2 Spisula solida
- 3 Abra alba
- 4 Abra sp.
- 5 Venus sp.
- 6 Venus aff. sinuata
- 7 Magelona papillicornis
- 8 Magelona filicornis
- 9 Magelona sp.
- 10 Spio martinensis
- 11 Spio filicornis
- 12 Nephys cirrosa
- 13 Polydora ciliata
- 14 Polydora puchra

Tab. 14.

Rangfolge der 10 häufigsten Taxa der juvenilen Makrofauna nach ihrer Abundanz in den experimentellen Probenserien und an den Vergleichsstationen 1986.

Fortsetzung Tab. 14.

NE_FPN

Rang	FEBRUAR 05.02.	MÄRZ 06.03.	APRIL 25.04.	MAI 27.05.	JUNI 22.06.	AUGUST 13.08.	SEPTEMBER 07.09.	NOVEMBER 13.11.
1	Nucula	Venus ⁶	Venus ⁶	Scoloplos	Scoloplos	Tellina	Tellina	Tellina
2	Venus ⁶	Magelona ⁷	Chaetozone	Venus ⁶	Nephtys ¹²	Echinocardium	Magelona ⁷	Magelona ⁷
3	Tellina	Pholoe	Pholoe	Mya	Chaetozone	Magelona ⁷	Montacuta	Periocolodes
4	Philine	Mya	Philine	Nephtys ¹²	Venus ⁶	Scoloplos	Phoronis	Phoronis
5	Abra ³	Phoronis	Mya	Pholoe	Mya	Chaetozone	Eumida	Montacuta
6	Ophiura	Urothoe	Modiolus	Chaetozone	Mediomastus	Philine	Spio ¹¹	Spio ¹¹
7	Glycinde	Pseudocuma	Bathyporeia	Mediomastus	Magelona ⁷	Pseudocuma	Scoloplos	Magelona ⁹
8	Modiolus	Magelona ⁸	Ophiura	Magelona ⁷	Phoronis	Microphthalmus	Nephtys ¹²	Venus ⁶
9	Spiophanes	Artica	Anaitides	Microphthalmus	Solenogastres	Periocolodes	Magelona ⁹	Nucula
10	Magelona ⁸	Caecum	Bathyporeia	Eteone	Sipunculidae	Pectinaria	Pseudocuma	Nephtys ¹²

EUT

Rang	FEBRUAR 05.02.	MÄRZ 06.03.	APRIL 25.04.	MAI 27.05.(a)	27.05.(b)	JUNI 22.06.	AUGUST 13.08.	SEPTEMBER 07.09.(a)	07.09.(b)	NOVEMBER 13.11.
1	Venus ⁵	Nucula	Nucula	Nucula	Nucula	Nucula	Nucula	Magelona ⁷	Nucula	Nucula
2	Venus ⁶	Venus ⁵	Venus ⁶	Nephtys ¹²	Venus ⁶	Venus ⁶	Magelona ⁷	Nucula	Tellina	Montacuta
3	Magelona ⁷	Venus ⁶	Tellina	Venus ⁶	Abra ³	Pholoe	Echinocardium	Tellina	Magelona ⁷	Venus ⁵
4	Bathyporeia	Amphiura	Abra ³	Mediomastus	Pholoe	Amphiura	Ophiura	Spio ¹⁰	Spio ¹⁰	Tellina
5	Chaetozone	Magelona ⁸	Amphiura	Pholoe	Pectinaria	Magelona ⁸	Philine	Spiophanes	Philine	Phoronis
6	Pholoe	Tellina	Abra ⁴	Amphiura	Magelona ⁸	Scoloplos	Tellina	Philine	Periocolodes	Amphiura
7	Tellina	Philine	Thracia	Abra ³	Goniada	Nephtys ¹²	Nephtys ¹²	Pectinaria	Phoronis	Philine
8	Cerianthus	Thracia	Phoronis	Tellina	Chaetozone	Pectinaria	Pholoe	Owenia	Pholoe	Spiophanes
9	Ampelisca	Chaetozone	Philine	Anthozoa	-	Mya	Owenia	Nephtys ¹²	Montacuta	Pholoe
10	Scolecipis	Polychaeta	Magelona ⁸	Natica	-	Echinocardium	Spiophanes	Venus ⁵	Amphiura	Ophiura

4.5.4. Ansiedlung und Sukzession im Jahresverlauf dokumentiert mit multivariaten Verfahren

Die experimentellen Substrate der Probenreihe "Sukzession" lassen sich 2 Gruppen oder Phasen zuordnen, nämlich von Mai bis August und von September bis Dezember (Abb.22, Abb.A6 im Anhang). Die Phase der Massenansiedlung wie im Juli 1985 fehlte. Die Ordination der Proben in der DECORANA-Analyse zeigt eine relativ gute Übereinstimmung mit der 1. und 3. Phase der Sukzession 1985.

In der Probenreihe "Potential" lassen sich die Proben in 3 Gruppen einteilen, nämlich von Mai bis Juni, von Juli bis September und von November bis Dezember (Abb.22, Abb.A7 im Anhang). Ihre

Lage im Koordinatenkreuz der Ordinationsachsen stimmt gut mit den Gruppen vom Vorjahr überein und zeigt wieder eine annähernd zyklische Verschiebung im Jahresgang. Allerdings ist gegenüber 1985 eine Verzögerung im zeitlichen Verlauf zu festzustellen. Dies wird besonders deutlich bei der Ordination der Proben von Juni und September, die 1985 der 2. bzw. 3. Phase und 1986 der 1. bzw. 2. Phase zugeordnet werden.

An den Vergleichsstationen ist eine Einteilung in homogene Gruppen oder Phasen der Ansiedlung schwieriger vorzunehmen (Abb.22, Abb.A8 und A9 im Anhang). An der Station NE FPN lassen sich die Proben 3 Phasen zuordnen, nämlich von Februar, von März bis Juni und von August bis November, die in ihrer Lage auf den Ordinationsachsen etwa den Gruppen vom Vorjahr entsprechen. An der Station EUT lassen sich wie schon 1985 nur die Proben von August und September von den übrigen Proben abgrenzen.

4.5.5. Gesamtbetrachtung der Makrozoobenthosentwicklung 1986

Für 1986 läßt sich der Verlauf der Ansiedlung und Sukzession im Vergleich zum Vorjahr wie folgt zusammenfassen:

Auf den experimentellen Substraten der Probenserie "Sukzession" fielen Massenansiedlungen weniger Arten wie im Juli 1985 nach bereits höheren Individuendichten zu Beginn der ersten Phase (Mai bis August) aus. Nur im August wurde eine geringe Abnahme der Diversitätsindices festgestellt. Während von Juli bis September die Individuen - und Artendichten niedriger waren als 1985, waren die Werte im Dezember gegenüber 1985 erhöht. Von September bis Dezember (Phase 2) siedelten sich noch einige Arten in relativ großen Dichten an. Ein ähnlicher saisonaler Verlauf der quantitativen Parameter wurde auch in der Probenserie "Potential" und im natürlichen Biotop, insbesondere an der Station NE FPN, registriert.

In der Probenserie "Potential" wurden wie schon 1985 drei Phasen der Ansiedlung dokumentiert (Mai bis Juni, Juli bis September, November bis Dezember), die sich in der Artenzusammensetzung und in der quantitativen Struktur der Fauna unterscheiden. In der 1.Phase siedelten sich erst wenige Arten an (etwa 10 bis 20 Arten), von denen einige 1986 im

Gegensatz zum Vorjahr bereits dominierend aufraten. In der 2.Phase war die Artenzahl am höchsten (meist mehr als 30 Arten). Diese Phase ist in beiden Jahren durch die Dominanz weniger Arten bestimmt. In der 3.Phase wird die Verteilung der Individuen über die Arten wieder gleichmäßiger. Es siedelten sich immer noch relativ viele Arten an (20 bis 30 Arten). Der zeitliche Verlauf dieser Phasen war 1986 im Vergleich zum Vorjahr verzögert.

An den Vergleichsstationen ist eine Unterscheidung einzelner Phasen der Ansiedlung schwieriger. Die Fauna war im Spätsommer/Herbst jedoch deutlich von der Fauna zu den übrigen Zeiten der Probennahmen verschieden.

Auch 1986 werden bei relativ guter Übereinstimmung der quantitativen Parameter qualitative Unterschiede zwischen den experimentellen Substraten und dem natürlichen Biotop deutlich.

Ab Juli 1986 traten wieder Jungtiere von *Tellina fabula*, *Echinocardium cordatum* und *Ophiura* sp. auf den vorderen Rängen auf, die sich 1985 massenhaft angesiedelt hatten. Diese Arten rückten allerdings nur in der Probenserie "Potential" und an der Station NE FPN auf die ersten Ränge. Im Gegensatz zu 1985 blieben einige derjenigen Arten, die zu Beginn der Sukzession auf den experimentellen Substraten dominant waren, im weiteren Verlauf bis zum Jahresende auf den ersten zehn Rängen. Dies wurde auch an den Vergleichsstationen 1986 wie 1985 festgestellt. Diese Aussagen beziehen sich nur auf die Individuenzahlen der Arten, da Biomassebestimmungen fehlen.

4.6. Betrachtung einzelner Arten

Die häufigen Arten werden gemäß ihrem Vorkommen auf den experimentellen Substraten und im natürlichen Biotop drei Gruppen zugeordnet:

1. Arten, die bevorzugt (oder z.T. ausschließlich) auf den experimentellen Substraten siedelten;
2. Arten, die auf den experimentellen Substraten und im natürlichen Biotop in vergleichbaren Dichten auftraten;
3. Arten, die bevorzugt im natürlichen Biotop siedelten.

Im folgenden wird das Vorkommen dieser Arten im Plankton und Benthos untersucht. Sofern die Datenbasis es zulies, wurden monatliche Längenhäufigkeitsverteilungen der Postlarven/Juvenilen gezeichnet, die Aufschluß geben über die Ansiedlungszeit der Arten, ihre Körpergröße beim ersten Auftreten im Benthos, ihr frühes Wachstum und die postlarvale Mortalität (s. Abb.A10-A20). Die Körpergrößen der gefundenen Individuen sind in den Tab.A5 bis A17 im Anhang angegeben, sofern sie nicht in den Längenhäufigkeitsverteilungen abgebildet sind.

4.6.1. Arten, die bevorzugt auf den experimentellen Substraten siedelten

Abra alba

Bei den im Untersuchungsgebiet gefundenen Muscheln handelt es sich wahrscheinlich vornehmlich um Vertreter der Art *A. alba*. Zumindest wurden alle größeren Individuen mit mehr als 1 mm Schalenlänge als diese Art bestimmt.

Die Larven traten von April bis November in relativ geringen Dichten (maximal 42 Ind./m³) in den Planktonproben auf (Abb.28). Nach vereinzelt Funden im Frühsommer stieg die Dichte ab Juli 1985 und ab August 1986 an. Die Jungtiere siedelten sich an den Vergleichsstationen, insbesondere an der Station NE FPN, nur kurzzeitig und in geringen Dichten an. Im Gegensatz dazu traten sie auf den experimentellen Substraten beider Probenserien von Mai bis Dezember bei jeder Probennahme auf. Sie erreichten maximale Dichten von 4072 Ind./0,1m².

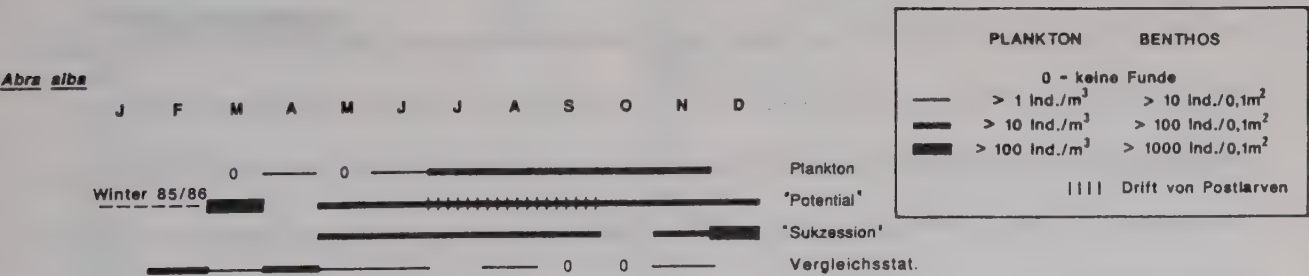
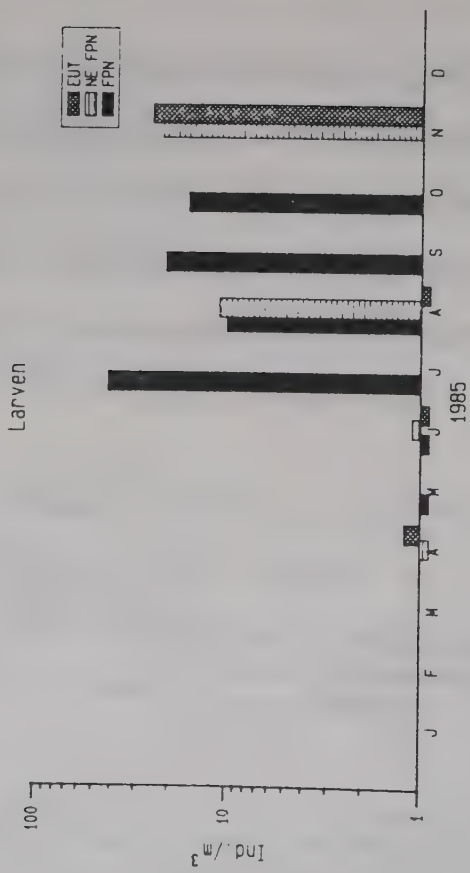


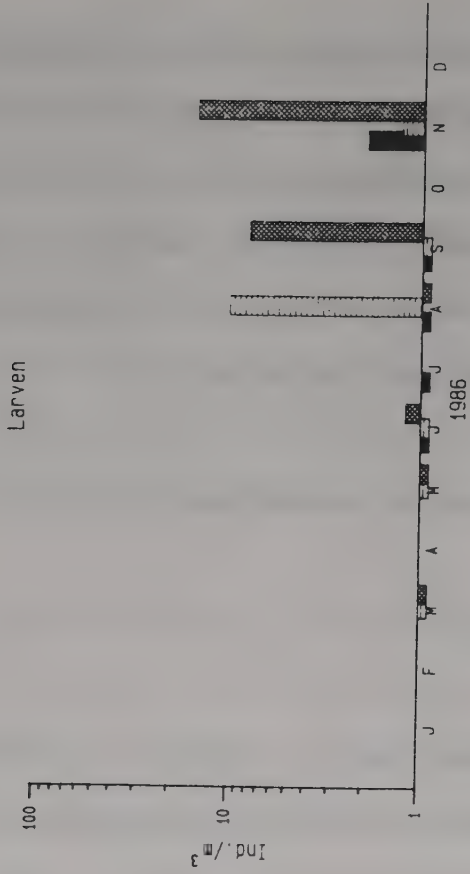
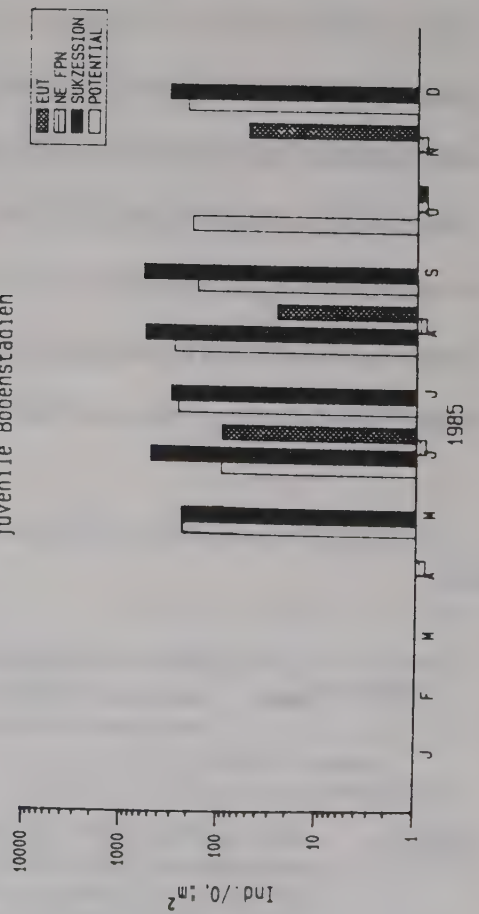
Abb. 28. Individuendichten von *Abra alba* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986, b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenreihen für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *A. alba* nicht vorkam (Abb. 28b. s.nächste Seite).

Abb. 28b.

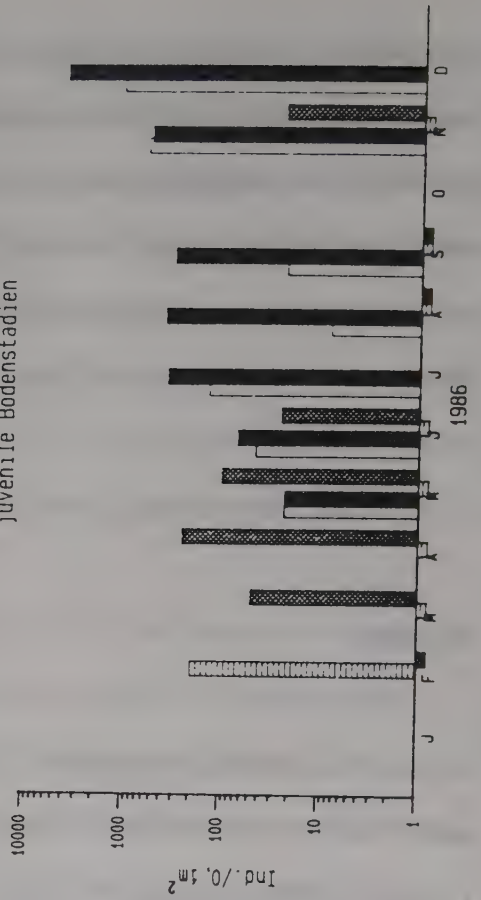
b.



juvenile Bodenstadien



juvenile Bodenstadien



Frühe postlarvale Stadien wurden in der Probenserie "Potential" nahezu das ganze Jahr hindurch angetroffen. Vereinzelt ließen sich auch verdriftete Jungtierstadien (mit mehr als 1000 µm Schalenlänge) auf den Substraten nieder.

Die meisten der Postlarven siedelten sich mit einer Schalenlänge von etwa 200 bis 300 µm an. In der experimentellen Probenserie "Sukzession" ist das frühe Wachstum der Postlarven zu verfolgen (Abb. A10, im Anhang). 1985 siedelten sich ständig neue Postlarven an. Nur im August und September war ein schnelles Wachstum einzelner Individuen festzustellen. Die größten Muscheln erreichten im September bereits eine Schalenlänge von 4,8 bis 10,9 mm. 1986 wuchsen die Tiere, die sich wahrscheinlich im Juni/Juli auf den Substraten angesiedelt hatten, auf 3,8 bis 13,1 mm im September, und wenige Tiere erreichten sogar 12 bis 15 mm Schalenlänge im Dezember. Ein erneuter Ansiedlungsschub wurde von September bis Dezember mit hohen Dichten im Dezember registriert.

Eine monatliche Mortalitätsrate kann für die frühen Postlarven von *A.alba* aufgrund des ausgedehnten Ansiedlungszeitraums nicht angegeben werden.

A. alba gehört zu den dominierenden Arten der "*Nucula-nitidosa*-Assoziation" in der Deutschen Bucht und tritt auch relativ häufig in den anderen Benthosassoziationen auf (SALZWEDEL et al. 1985). Die Larvenfunde von *A. alba* in verschiedenen Meeresgebieten zu unterschiedlichen Jahreszeiten und z.T. mehrmals im Jahr (KÄNDLER 1926, JÖRGENSEN 1946, FOSSHAGEN 1965 (zitiert bei MUUS 1973), RASMUSSEN 1973) bestätigen die in der Deutschen Bucht festgestellte, ausgedehnte Laichperiode der Art. Eine kontinuierliche Ansiedlung von Postlarven wie in der vorliegenden Untersuchung fanden MUUS (1973) im Öresund, RUMOHR (1980) in der Kieler Bucht und BACHELET (1987) in der Bucht von Arcachon. RUMOHR und BACHELET stellten ebenfalls zwei Siedlungsschwerpunkte im Frühsommer und Herbst fest. LASKARIDOU NOTT (1980), RUMOHR und BACHELET berichten über ein im Vergleich zur Deutschen Bucht ähnlich schnelles Wachstum der Postlarven in den Sommermonaten, während MUUS für einjährige Muscheln im Öresund eine Schalenlänge von nur 1 bis 2 mm angibt. *A. alba* erreicht die

Geschlechtsreife mit einer Schalenlänge von 7 bis 9 mm (LASKARIDOU NOTT 1980). RUMOHR fand laichreife Tiere in der Kieler Bucht sogar schon mit 3,5 mm Länge. Die meisten der Postlarven, die sich im Frühsommer auf den experimentellen Substraten in der Deutschen Bucht angesiedelt hatten, erreichten somit bereits im September desselben Jahres die Größe von geschlechtsreifen Tieren. *A. alba* war in beiden Jahren ein erfolgreicher Besiedler der experimentellen Substrate im Verlauf der frühen Sukzession.

Mya truncata

Die Larven von *M. truncata* wurden vor allem im Frühjahr beider Jahre (März bis Juni) sowie außerdem im November 1985 und vereinzelt im August 1986 im Plankton angetroffen (Abb.29). Im November wurde mit 81 Ind./m³ die maximale Dichte der Larven registriert.

Entsprechend dem Larvenvorkommen siedelten sich frühe Bodenstadien hauptsächlich im Frühsommer (Mai bis Juli) sowie vereinzelt im Herbst auf den Substraten der Probenreihe "Potential" an. Im August beider Jahre erfolgte die Besiedlung durch verdriftete Jungtierstadien. Die Mehrzahl der Postlarven, die sich auf den Substraten von Dezember 1985 bis März 1986 mit maximal 2183 Ind./0,1m² angesiedelt hatten, stammen wahrscheinlich von dem Larvenvorkommen im November 1985 und sind in den Wintermonaten kaum gewachsen.

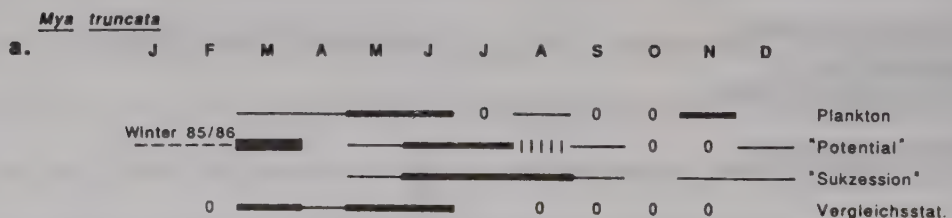
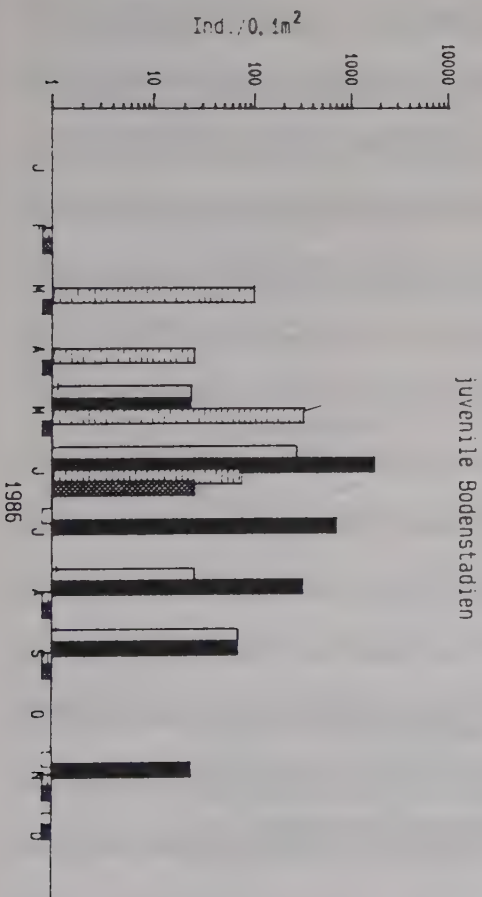
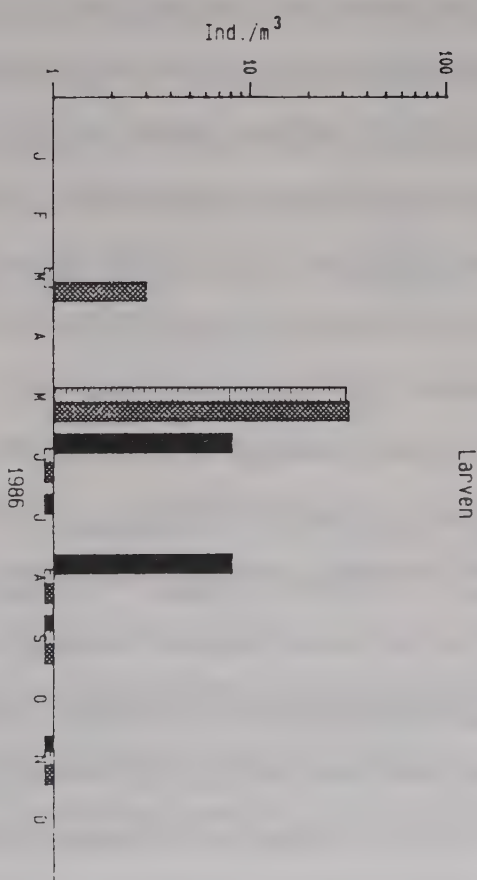
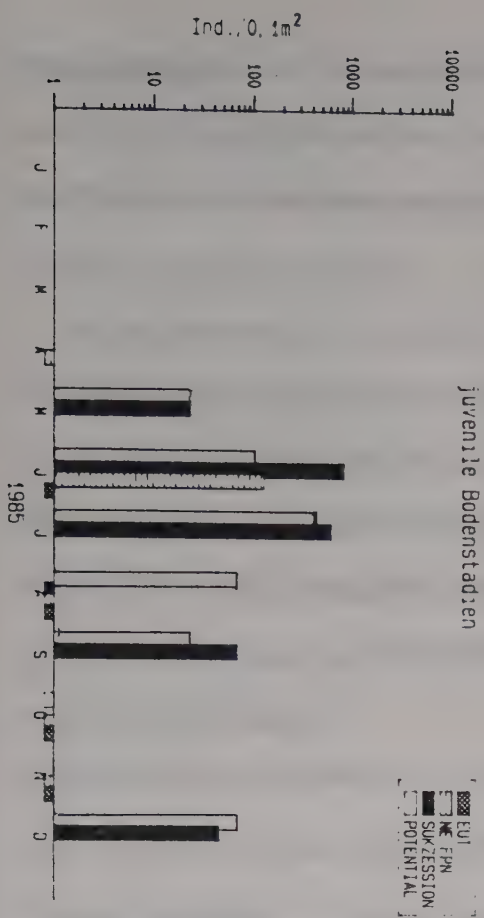
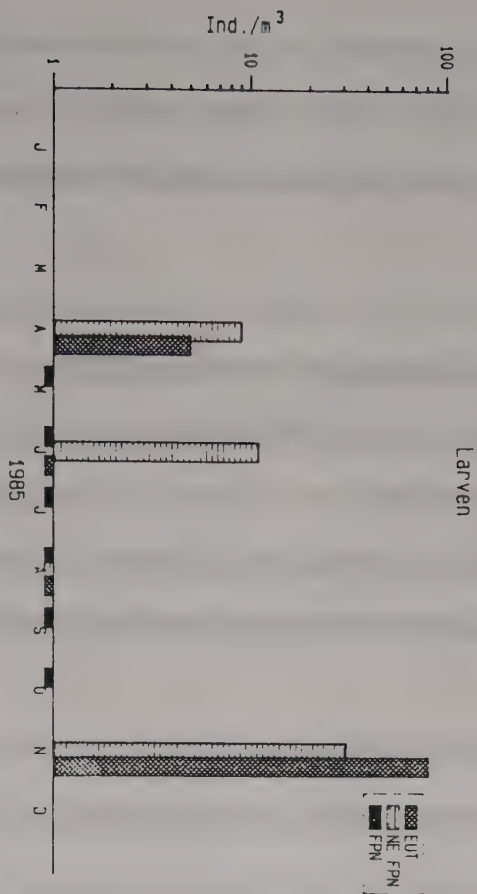


Abb. 29. Individuendichte von *Mya truncata* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenreihen für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *M. truncata* nicht vorkam Abb. 29b. s. nächste Seite).

Abb. 29b.

b.



Im Verlauf der Sukzession auf den experimentellen Substraten wurden hohe Abundanzen der Postlarven im Juni/Juli beider Jahre gefunden. Die Art war auf den Substraten von Mai bis Dezember vertreten, während sie sich im natürlichen Habitat nur vorübergehend im Frühjahr ansiedelte.

Im Experiment wuchsen die Postlarven schnell heran (Abb.A11, im Anhang). Die ersten Bodenstadien hatten im Juni eine Schalenlänge von etwa 200 bis 300 μm und erreichten bereits im Juli maximale Schalenlängen von 1,75 mm. Im August 1986 wies die Mehrzahl der Tiere Längen von 1,3 bis 2,2 mm auf. Einzelne Muscheln maßen im Juli und August 1986 sogar 3 bis 7 mm. Im weiteren Verlauf der Sukzession starben die großen Individuen allerdings ab.

Die monatliche Mortalitätsrate der Postlarven, die sich im Juni 1986 angesiedelt hatten, betrug 60% und 55% in den ersten beiden Monaten nach der Ansiedlung.

Adulte von *M. truncata* wurden in den Makrozoobenthosuntersuchungen in der Deutschen Bucht nur vereinzelt festgestellt, da sie bis zu 40 cm tief im Sediment eingegraben leben. ZIEGELMEIER (1978) fand die Art im flacheren Wasser der östlichen Deutschen Bucht, und RACHOR & SALZWEDEL (1976) berichten von sporadischen Funden an einer schlickigen Feinsandstation südwestlich von Helgoland in den Sommermonaten 1969-1975. JÖRGENSEN (1946) und FOSSHAGEN (1965, zitiert bei MUUS 1973) fanden die Larven vom Herbst bis zum Frühjahr mit maximalen Dichten im Winter. Die Muscheln gingen im Öresund (MUUS 1973) und in der Kieler Bucht (RUMOHR 1980) insbesondere im Januar/Februar und vereinzelt bis zum Frühjahr zum Bodenleben über. Entsprechende Laich- und Ansiedlungsperioden gelten auch für die Populationen in der Deutschen Bucht. Die noch bis zum Frühsommer gefundenen Larven siedelten sich auf den experimentellen Substraten gleich zu Beginn der Sukzession im April erfolgreich an. Das schnelle Wachstum der Postlarven in den Sommermonaten wird von RUMOHR (1980) aus der Kieler Bucht bestätigt. Im Gegensatz dazu gibt MUUS (1973) eine Schalenlänge von 1,6 bis 2,8 mm für einjährige Tiere im Öresund an. Solche Größen wurden im Experiment in der Deutschen Bucht bereits 4 Monate nach der Ansiedlung erreicht.

Pholoe minuta

Die Larven von *P. minuta* traten nur vereinzelt in den Monaten Mai, August und September in den Planktonproben auf (Abb.30).

In der experimentellen Probenserie "Potential" wurden die Jungtiere von Juni bis Dezember angetroffen. Allerdings siedelten sich erste Bodenstadien mit 4 Körpersegmenten nur in den Juniprüfungen und vereinzelt noch im Juli an. Alle Individuen, die sich später auf den Substraten niederließen, waren verdriftete Jungtierstadien.

Auch auf den experimentellen Substraten der Serie "Sukzession" siedelten sich erste Postlarven im Juni an. Die Jungtiere erreichten hier deutlich größere Dichten (maximal 3082 Ind./0,1m²) als an den Vergleichsstationen.

Das frühe Wachstum der Postlarven von *P. minuta* im Verlauf der Sukzession ist in der Abb.A12 (im Anhang) dargestellt. Die ersten Postlarven hatten im Juni mit 4 bis 6 Segmenten eine mittlere Körperlänge von etwa 0,4 mm sowie eine mittlere Körperbreite von etwa 0,3 mm. Die Körperbreite wurde im 5. Segment ohne die Borsten gemessen. Die Zunahme der mittleren Körperlänge auf etwa 2 mm, der mittleren Körperbreite auf etwa 0,6 mm und der Anzahl der Segmente auf meist 10 bis 30 bis Dezember war in beiden Jahren gleich. 1986 wuchsen jedoch einzelne Tiere bis zu einer weit größeren Länge und Breite (maximal 6,7 bzw. 1,6 mm) heran und bildeten bis zu 54 Segmente aus.

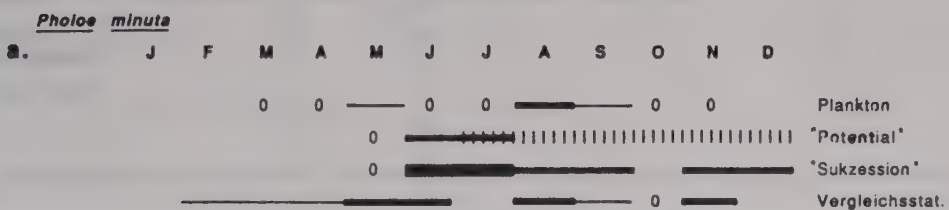
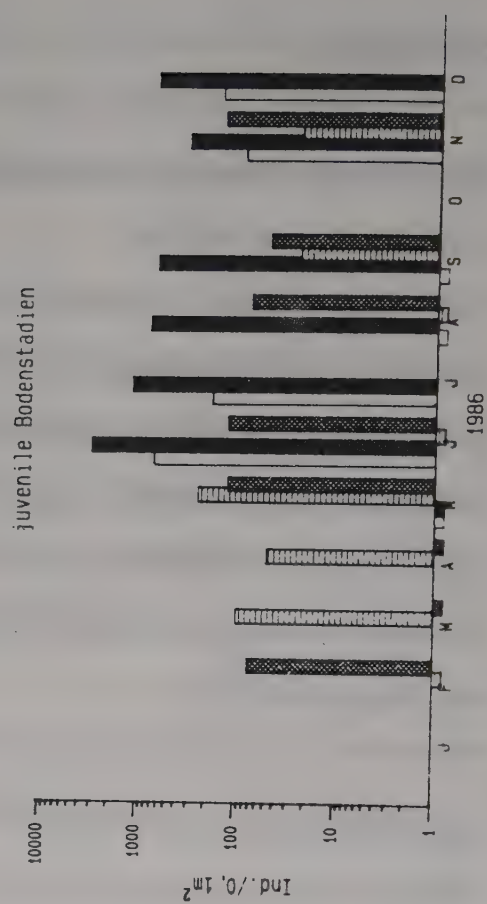
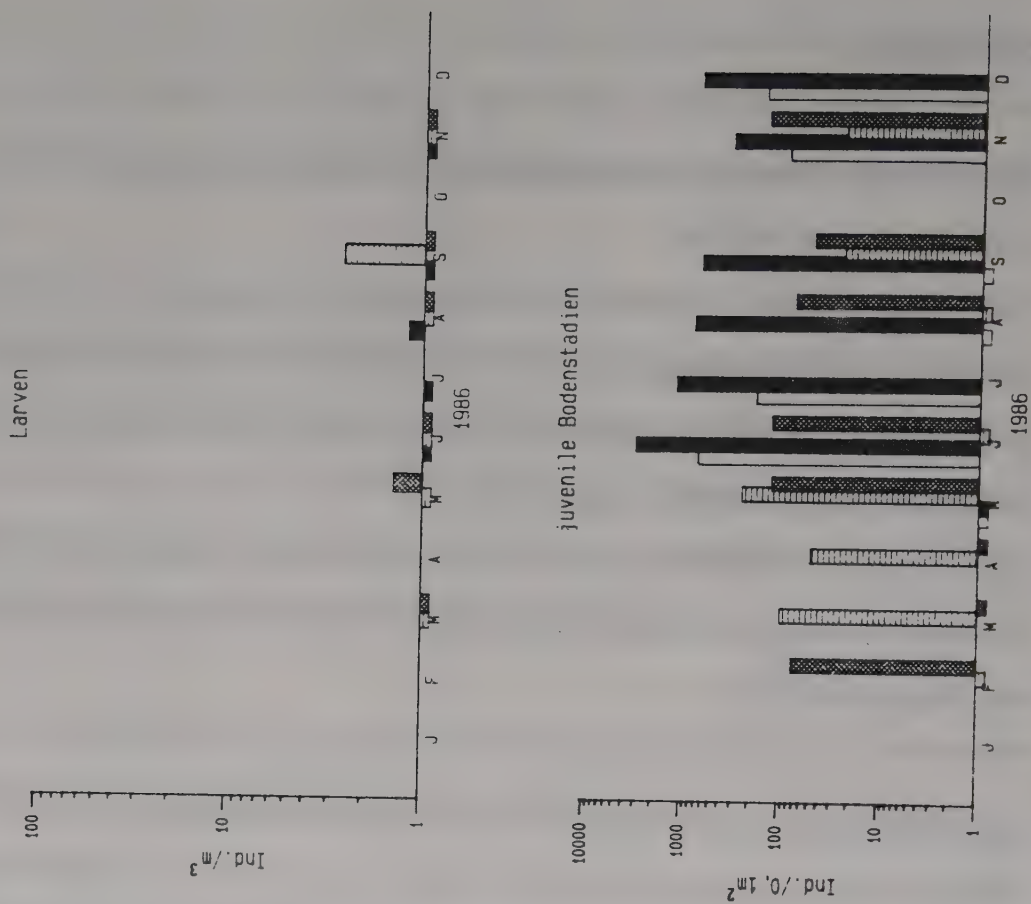
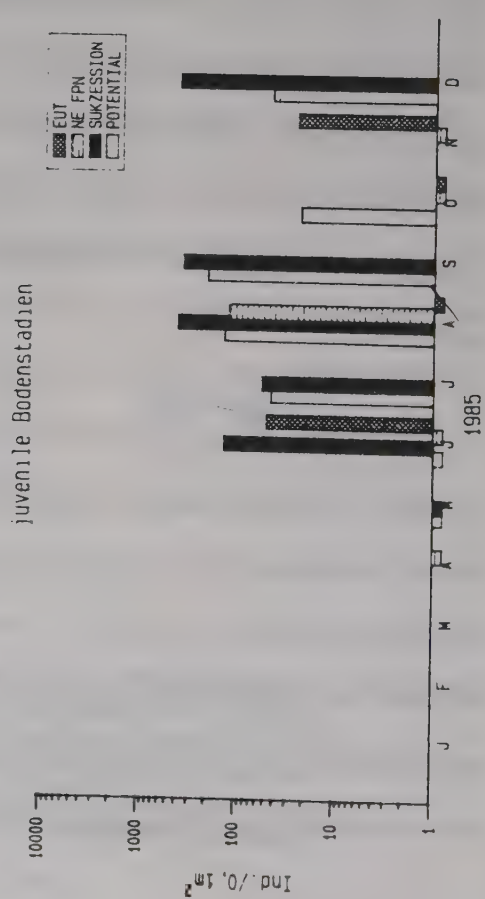
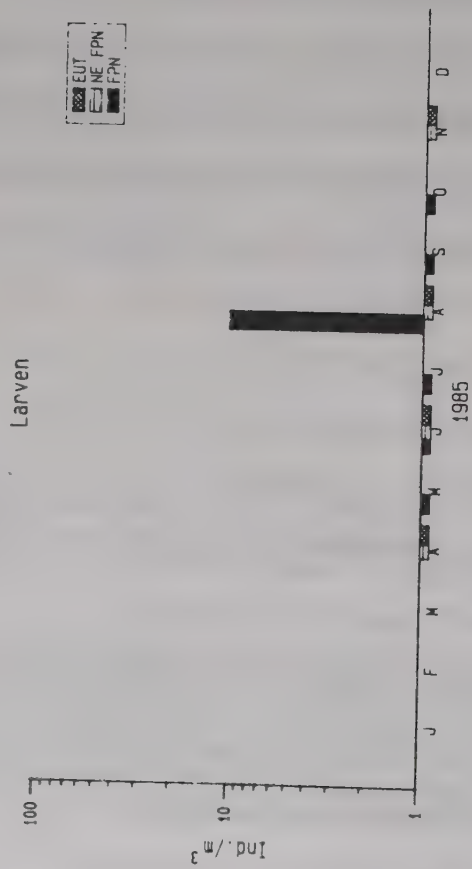


Abb. 30. Individuendichte von *Pholoe minuta* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenserien für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *P. minuta* nicht vorkam (Abb.30b. s. nächste Seite).

Abb. 30b.

b.



Die monatliche Mortalitätsrate war 1986 im ersten Monat nach der Ansiedlung 61% und nahm in den darauffolgenden 4 Monaten auf monatlich etwa 25% ab. 1985 siedelten sich im Juni weit weniger Larven an. Ihre Dichte war im Verlauf der Sukzession nahezu gleichbleibend. Dies deutet auf eine dichteabhängige Mortalität der frühen Postlarven hin.

P. minuta tritt dominierend in der "*Amphiura-filiformis* Assoziation" der Deutschen Bucht auf, kommt aber auch in den anderen Assoziationen relativ zahlreich vor (SALZWEDEL et al. 1985).

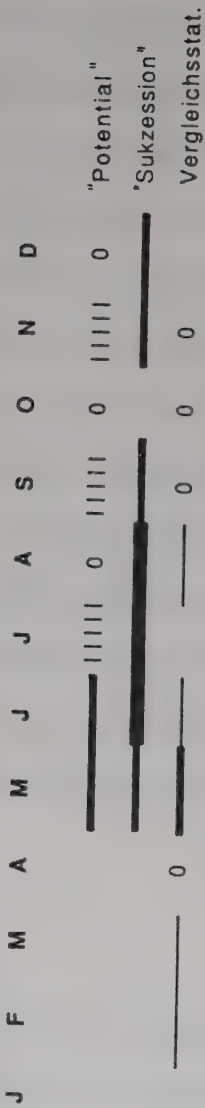
Die Larvenfunde im Plankton stimmen nicht mit der nur begrenzten Ansiedlungszeit im Juni/Juli überein. Eine kurze Zeit der Ansiedlung wurde aber auch in anderen Meeresgebieten festgestellt, nämlich in der Galway Bay (Irland) im April (HEFFERNAN & KEEGAN 1988) und in der Kieler Bucht im Juni/Juli (RUMOHR 1980). Erste benthische Stadien wurden in beiden Gebieten ebenfalls mit 3 bis 4 Borstensegmenten angetroffen. Das schnelle Wachstum der Postlarven in den ersten Monaten nach der Ansiedlung stimmt mit den Angaben von RUMOHR überein. Die Segmentzahl ist nach HEFFERNAN (1985) als Maß für das Wachstum der Postlarven von *P. minuta* geeignet. *P. minuta* erreicht die Geschlechtsreife in der Galway Bay im 3. Lebensjahr (HEFFERNAN et al. 1983). Die Autoren fanden das kleinste geschlechtsreife Tier mit einer Körperlänge von 3,1 mm und sie zitieren G.CHRISTIE (pers. Mitteilung), der bei Northumberland geschlechtsreife Tiere mit nur 2 mm Länge feststellte. Aufgrund der Körperlängen von *P. minuta* auf den experimentellen Substraten in der Deutschen Bucht ist zu vermuten, daß einzelne Tiere am Jahresende 1986 bereits die Geschlechtsreife erlangt haben könnten. *P. minuta* ist besonders 1986 ein erfolgreicher Besiedler im Verlauf der Sukzession auf den experimentellen Substraten.

Mediomastus aff. fragilis

Larven dieser Polychaetenart konnten im Plankton nicht identifiziert werden. Aus der Literatur sind mir keine Hinweise bekannt, ob sich die Art über planktische Larven fortpflanzt. Die Jungtiere traten von Mai bis Dezember vor allem auf den experimentellen Substraten der Probenserie "Sukzession" auf und erreichten dort maximale Dichten von 1733 Ind./0,1 m² im Juli 1986 (Abb.31). In der Probenserie "Potential" und an den Vergleichsstationen waren die Dichten deutlich niedriger.

Mediomastus aff. fragilis

a.



b.

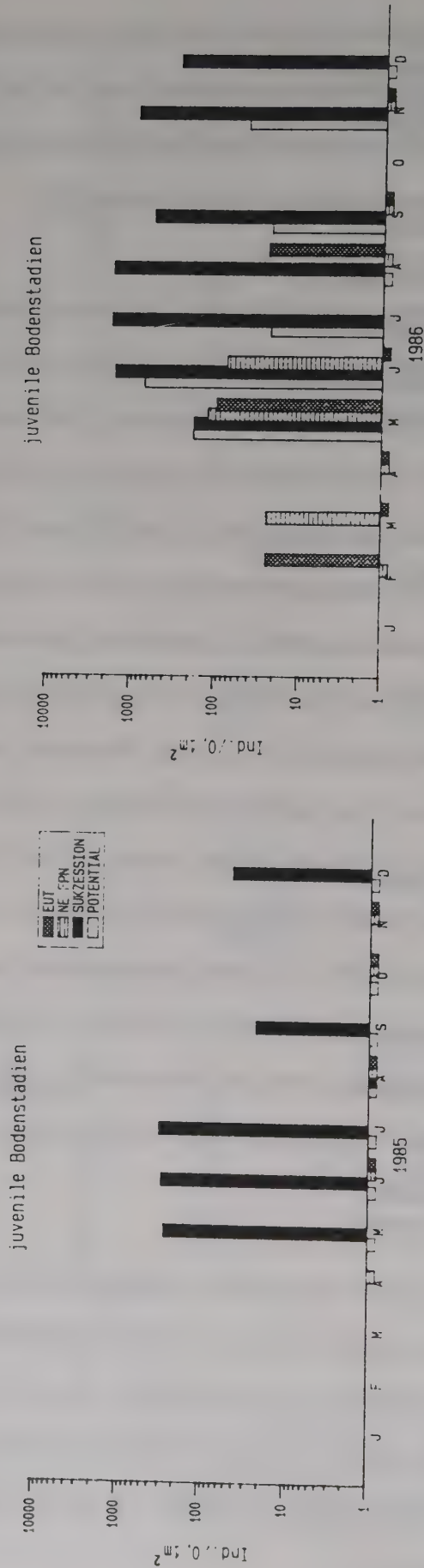


Abb. 31.

Individuendichte von *Mediomastus aff. fragilis* im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanz an den Stationen und in den experimentellen Probenreihen für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *Mediomastus aff. fragilis* nicht vorkam.

Jungtiere von *M. aff. fragilis* siedelten sich vor allem im Mai/Juni in der Probenserie "Potential" an. Bei den Tieren, die sich danach vereinzelt auf diesen Substraten niederließen, handelt es sich wahrscheinlich um verdriftete Jungtierstadien. Allerdings wurden die Längen dieser Individuen nicht gemessen. Aus der Abb.A13 (im Anhang) geht jedoch hervor, daß sich erste Bodenstadien in der Probenserie "Sukzession" mit einer Körperlänge von 575 bis 950 μm (681 μm im Mittel) und einer Körperbreite von 100 bis 175 μm (146 μm im Mittel) nur im Mai ansiedelten. Die Tiere wuchsen dann bis August sehr schnell bis zu einer mittleren Länge von etwa 6,5 mm und einer mittleren Breite von etwa 150 μm heran. Ab August stagnierte das Längenwachstum, während die Tiere noch etwas dicker wurden, so daß sie im Dezember eine mittlere Breite von etwa 190 μm erreicht hatten. Dies deutet möglicherweise auf ein bereits beginnendes Gonadenwachstum hin.

Die monatlichen Mortalitätsraten waren 4% im ersten und 66% im zweiten Monat nach der Ansiedlung.

Adulte der Art sind bisher aus der Deutschen Bucht nicht beschrieben. Im Isefjord (Dänemark) kommt die Art in allen Tiefen und auf allen Sedimenttypen, allerdings bevorzugt auf schlickigem Feinsand in der Gezeitenzone vor (RASMUSSEN 1973). Die Laichzeit ist dort Anfang April. RASMUSSEN fand die Larven nur im April und Mai. Diese Angaben stimmen mit den Funden der Postlarven in der Deutschen Bucht überein. Vermutlich tritt die Art nur vorübergehend mit Jungtieren im Sublitoral der Deutschen Bucht auf und wurde bei früheren Benthosuntersuchungen infolge der Verwendung zu großer Maschenweiten nicht erfaßt.

M. aff. fragilis war in beiden Untersuchungsjahren ein erfolgreicher Besiedler im Verlauf der frühen Sukzession auf den experimentellen Substraten.

Pectinaria koreni

Die Larven von *P. koreni* traten von April bis Oktober in meist nur geringen Dichten (maximal 40 Ind./m³) in den Planktonfängen auf (Abb.32).

Die Jungtiere siedelten sich in der Probenserie "Potential" von Juni bis September an. Dabei ließen sich neben Postlarven, deren Kopfplatte etwa 200 bis 300 µm breit war, vereinzelt auch größere, verdriftete Jungtierstadien (bis 1 mm Kopfbreite) auf den Substraten nieder.

Die Jungtiere siedelten sich bevorzugt auf den experimentellen Substraten der Serie "Sukzession" an, wobei maximale Dichten (1372 Ind./0,1m²) im Juli erreicht wurden.

Erste postlarvale Stadien siedelten sich in dieser Probenserie von Juni bis August an (Abb.A14, im Anhang). Im August wurde in beiden Jahren eine mittlere Kopfbreite von etwa 1 mm erreicht. Nach September wurden 1985 keine Jungtiere von *P. koreni* mehr gefunden, und 1986 überlebten nur noch die größten Individuen, die bis zum Jahresende 1986 auf immerhin 4,0 bis 5,8 mm Kopfbreite gewachsen waren.

Die höchsten monatlichen Mortalitätsraten wurden zwischen August und September, d.h. zwischen dem 2. und 3. Monat nach der Ansiedlung, mit 89% (1985) und 97% (1986) festgestellt.

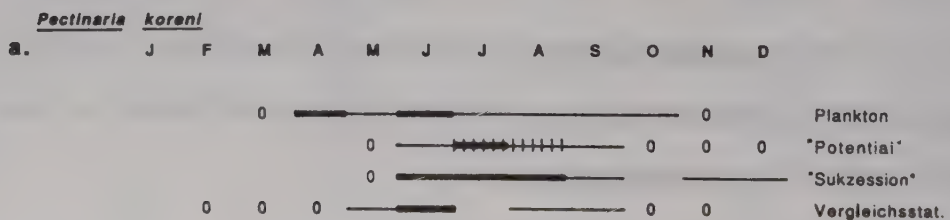
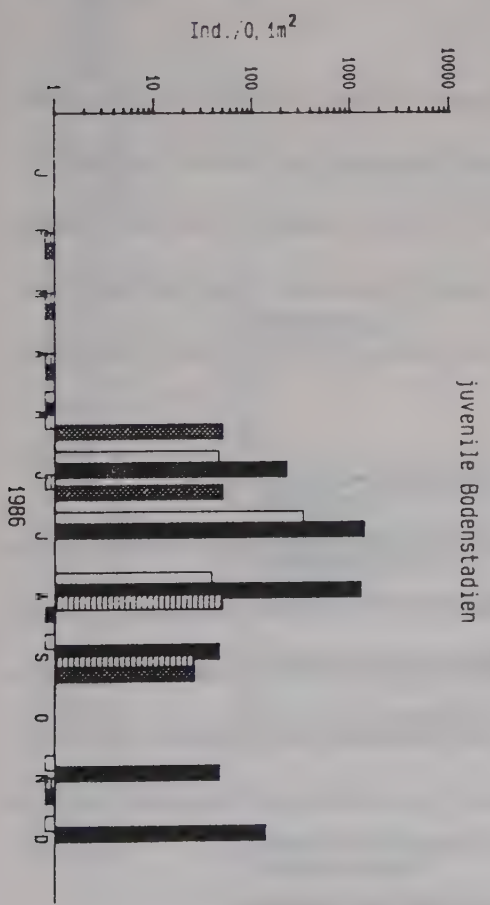
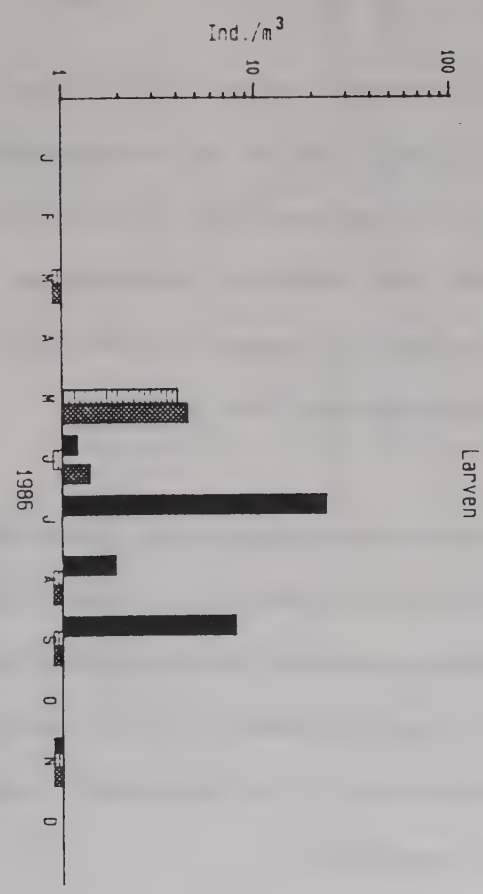
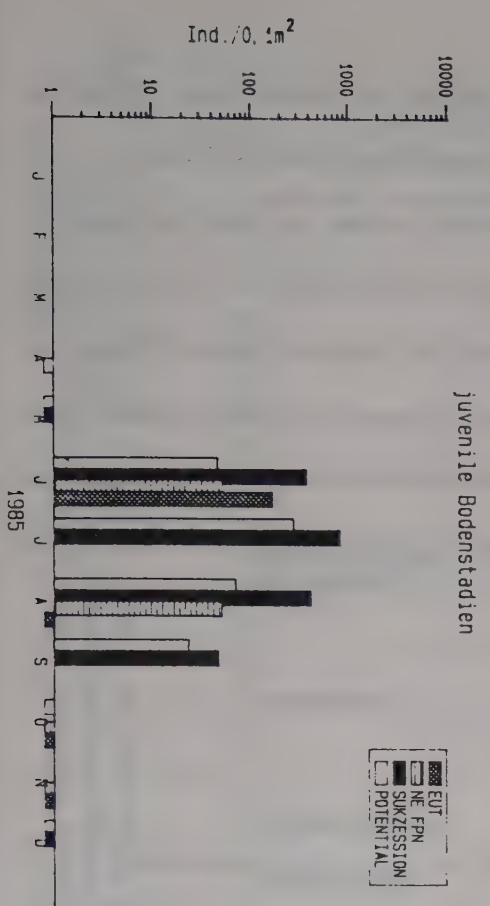
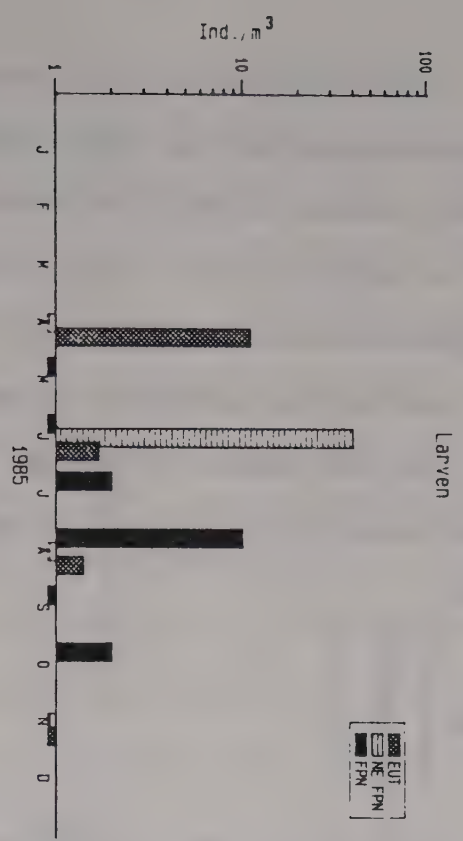


Abb. 32. Individuendichte von *Pectinaria koreni* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenserien für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *P. koreni* nicht vorkam (Abb. 32b. s. nächste Seite).

Abb. 32b.

b.



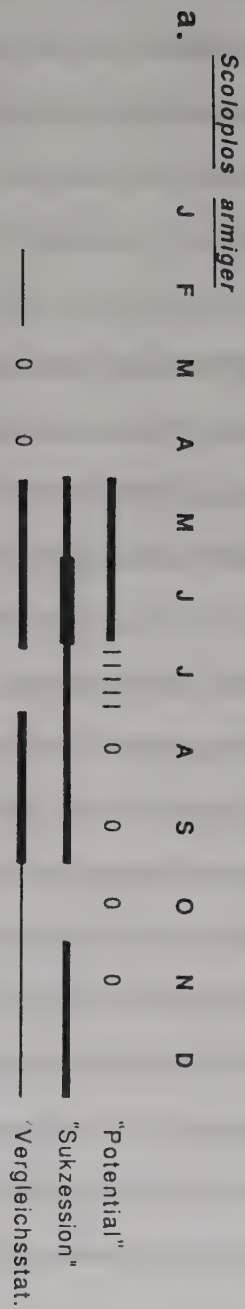
P. koreni gehört zu den dominierenden Arten der "*Nucula-nitidosa* Assoziation" in der Deutschen Bucht und tritt mit nur wenigen Individuen in den anderen Assoziationen auf (SALZWEDEL et al. 1985). THORSON (1946) und MURRIS (1978) registrierten die Larven von Mai bis August im Öresund und in der südlichen Nordsee. Auch HARTMANN-SCHRÖDER (1971) gibt diesen Zeitraum als Reproduktionszeit an. RASMUSSEN (1973) stellte die Larven von Mai bis September im Isefjord fest. In der Kieler Bucht siedelten sich die Postlarven besonders im Juli in großer Dichte an (RUMOHR 1980). Nach anfangs sehr günstigen Wachstumsbedingungen im Verlauf der Sukzession in der Deutschen Bucht überlebten nur wenige, große Individuen von *P. koreni* bis zum Jahresende.

Scoloplos armiger

In der Serie "Potential" siedelten sich die Jungtiere im Mai und Juni sowie vereinzelt im Juli an (Abb.33). Erste Bodenstadien mit etwa 4 bis 9 Segmenten traten aber nur in den Proben von Mai und Juni auf.

Während 1985 nur wenige Jungtiere von *S. armiger* gefunden wurden, siedelten sie sich 1986 bereits im Mai in großer Zahl an. Auf den experimentellen Substraten der Serie "Sukzession" erreichte die Art eine maximale Dichte von 1395 Ind./0,1m² und setzte sich bis zum Jahresende erfolgreich durch. Nach monatlichen Mortalitätsraten von etwa 25 bis 40% hatten im Dezember noch ca. 30% der Rekruten insgesamt überlebt. Auch an der Station NE FPN traten die Jungtiere in den Sommermonaten relativ häufig auf.

Die Jungtiere wuchsen besonders auf den experimentellen Substraten, aber auch an der Station NE FPN sehr schnell heran (Abb.A15, im Anhang). Sie siedelten sich mit 4 bis 9 Segmenten, einer mittleren Körperlänge von etwa 0,6 mm sowie einer mittleren Körperbreite von etwa 0,12 mm an. Sie waren auf den experimentellen Substraten innerhalb von 7 Monaten bis Dezember im Durchschnitt auf immerhin etwa 15 mm Länge und 0,6 mm Breite gewachsen und hatten oft mehr als 100 Segmente ausgebildet.



b.

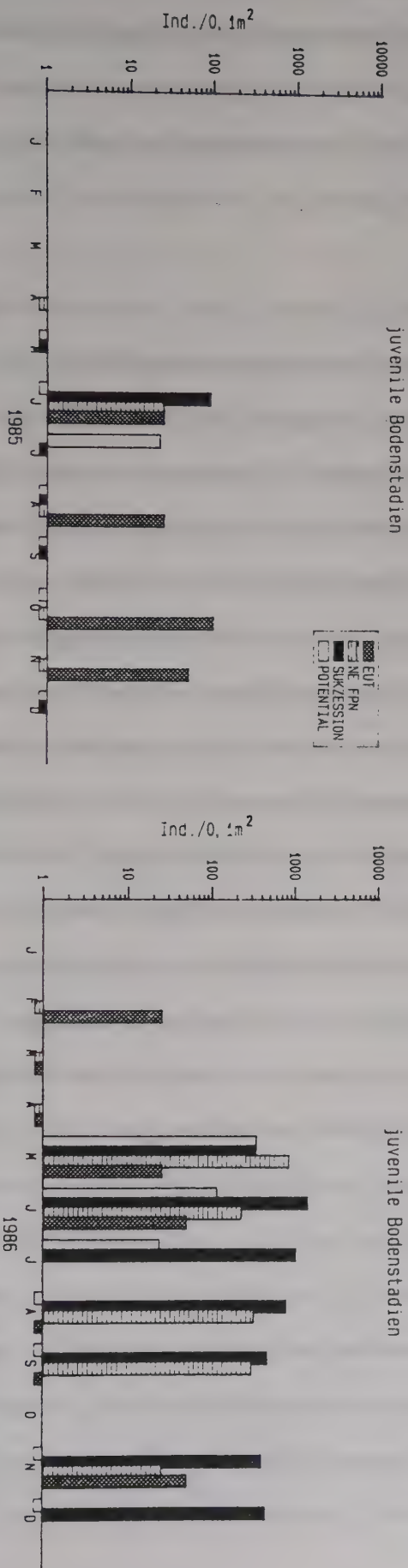


Abb. 33.

Individuendichte von *Scoloplos armiger* im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb. 28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenserien für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *Scoloplos armiger* nicht vorkam.

Nach GIBBS (1968) reifen die Gameten im mittleren Körperabschnitt ab etwa dem 30. Segment heran. Im Herbst sind die Gameten bei den Weibchen an ihrer braunen Färbung leicht zu erkennen. GIBBS nimmt an, daß sich *S. armiger* erst im 2. Lebensjahr fortpflanzt. Im Experiment in der Deutschen Bucht wurden geschlechtsreife Tiere jedoch schon vereinzelt im September und dann besonders ab November in den Proben registriert, so daß anzunehmen ist, daß sich diese Tiere schon im 1. Lebensjahr fortpflanzen.

S. armiger ist eine der dominierenden Arten in der "*Nucula-nitidosa* Assoziation", tritt aber auch in den anderen Benthosgemeinschaften relativ häufig auf (SALZWEDEL et al. 1985). Die Entwicklung ist direkt (THORSON 1946, GIBBS 1968). Die Weibchen verankern Schleimkokons mit den darin enthaltenen Eiern am Boden. Nach etwa 10 bis 26 Tagen schlüpfen die Jungtiere, die bereits 9 Borstensegmente entwickelt haben (HARTMANN-SCHRÖDER 1971). Da in der vorliegenden Untersuchung auch die experimentellen Substrate durch Individuen mit 4 bis 9 Borstensegmenten besiedelt wurden und da keine Eiballen auf den Substraten gefunden wurden, ist anzunehmen, daß entweder Eikokons oder frühe Jungtierstadien verdriftet wurden. Eine Drift von Juvenilen erscheint für ihr Überleben sinnvoll, denn ein Eikokon enthält je nach Alter des Weibchens 90 bis über 5000 Eier (HARTMANN-SCHRÖDER 1971). HARTMANN-SCHRÖDER gibt als Reproduktionszeit an der deutschen Nordseeküste die Monate März bis Mai an. RASMUSSEN (1973) fand Eigelege von Ende April bis Mai. Die nur kurze Ansiedlungsperiode in der vorliegenden Untersuchung (Mai/Juni) stimmt mit diesen Angaben überein. Die dichte Ansiedlung und das schnelle Wachstum der Jungtiere bis zum Erreichen der Geschlechtsreife im Verlauf der frühen Sukzession weisen die Art als einen Opportunisten aus.

Polydora pulchra

P. pulchra trat im Herbstplankton (August-November) mit maximal 26 Ind./m³ auf. Die Postlarven siedelten sich - ausschließlich auf den experimentellen Substraten - insbesondere im August/September 1985 in großer Dichte an (maximal 6908 Ind./0,1m²).

Die kleinsten Bodenstadien hatten ca. 20 Segmente ausgebildet. Schon im September waren bei vielen Individuen mit etwa 30 bis 40 Segmenten Gameten im hinteren Körperabschnitt ab dem 13. Segment zu erkennen, und einige Tiere hatten bereits Eipakete in ihrer Wohnröhre abgelegt. Einzelne Tiere, die bis zum Jahresende 1986 überlebten, hatten 50 bis 60 Körpersegmente ausgebildet.

Die im Sublitoral lebende Art *P. pulchra* kommt vor allem in der "*Nucula-nitidosa*-Assoziation" und vereinzelt auch in der "*Tellina-fabula*-Assoziation" in der Deutschen Bucht vor (SALZWEDEL et al. 1985). Nach HANNERZ (1956) treten pelagische Larven im Gullmarfjord von Mai bis Dezember auf. Die Metamorphose der Larven ist nach seinen Befunden nicht an spezifische Substrate gebunden. Die Adulten leben auf unterschiedlichsten Sedimenttypen von weichem Faulschlamm bis zu schillhaltigen Sandböden (HARTMANN-SCHRÖDER 1971).

Das plötzlich auftretende dichte Vorkommen von *P. pulchra* auf den experimentellen Substraten, die Fortpflanzung und Eiablage der Individuen bereits kurz nach der Ansiedlung (etwa 4 Wochen) sowie die anschließend hohe Mortalität weisen auf die opportunistische Lebensweise der Art hin. Nach RULLIER (1963) wird *P. pulchra* nach drei Monaten benthischen Lebens geschlechtsreif.

Die verwandten Arten *Polydora ciliata* und *Polydora ligni* sind in der Literatur oft als Opportunisten im Verlauf der Sukzession (RUMOHR 1980) oder in verschmutzten Meeresgebieten beschrieben worden (zitiert bei PEARSON & ROSENBERG 1978). Postlarven dieser Arten siedelten sich auf den experimentellen Substraten in der Deutschen Bucht nur vorübergehend im Frühsommer in geringer Dichte an. Ihr nur kurzzeitiges Auftreten im Experiment in 25 m Wassertiefe ist vermutlich auf die vertikalen Verbreitungsgrenzen von *P. ciliata* und *P. ligni* zurückzuführen, denn die Adulten dieser Arten leben in den flacheren Gebieten der Deutschen Bucht (ZIEGELMEIER 1978) und in der Gezeitenzone (HEIBER 1988). Auf experimentellen Substraten in der Kieler Bucht stellte RUMOHR (1980) eine dichte Ansiedlung von *Polydora* spp. (*P. ciliata* und *P. ligni*) zu Beginn der Sukzession fest. Er beschreibt, daß die Tiere mit ihren Palpen suspendiertes Material aus dem Wasser zur Ablagerung um ihre Röhren brachten und deutet diese Anreicherung des Bodens mit organischer Substanz als Vorbereitung des Substrats für nachkommende Siedler. Ob *P. pulchra* eine ähnliche Funktion im Verlauf der Sukzession zukommt, ist fraglich, da die Art erst relativ spät in

der Sukzessions-Sequenz auftrat. Allerdings wurde im September 1985 bei maximaler Dichte der Jungtiere eine Akkumulation von Detritus bzw. resuspendiertem Schlick in den Substratbehältern festgestellt.

Weitere Arten, die bevorzugt die experimentellen Substrate besiedelt haben, waren die Muscheln *Mysella bidentata* und die Polychaeten *Eumida sanguinea*, *Nereis* spp. und *Polyphysia crassa*. Sie traten jedoch meist nur vorübergehend mit postlarvalen bis juvenilen Stadien auf, so daß sie nicht als erfolgreiche Besiedler im Verlauf der frühen Sukzession anzusehen sind.

Die Polychaeten *E. sanguinea* und *P. crassa* sind nicht aus früheren Makrozoobenthos-Untersuchungen in der Deutschen Bucht beschrieben. Beide Arten wurden von A.KÜNITZER und D.BASFORD (persönliche Mitteilungen) in der zentralen und nördlichen Nordsee gefunden. Die Larven wurden vermutlich mit vordringendem Nordseewasser in die Deutsche Bucht verfrachtet und konnten sich auf den experimentellen Substraten vorübergehend ansiedeln. Allerdings weist EIBYE-JACOBSEN (1987) darauf hin, daß einige der aus der Deutschen Bucht u.a. von HARTMANN-SCHRÖDER (1971) als *Eumida punctifera* bestimmten Individuen auch Vertreter der Arten *E. sanguinea* oder *E. bahusiensis* sein können.

4.6.2. Arten, die auf den experimentellen Substraten und im natürlichen Biotop in vergleichbaren Dichten auftraten

Tellina fabula

Die Larven von *T. fabula* wurden von Juni bis September sowie vereinzelt noch im November im Plankton gefunden (Abb.34). 1985 waren die Dichten deutlich höher als 1986 und erreichten ein Maximum von 291 Ind./m³ im Juni 1985.

Das Vorkommen der Postlarven in der Probenserie "Potential" insbesondere im Juli und August spiegelt diese Periode des Larvenvorkommens wider. Bei den im Frühjahr und Herbst gefundenen Exemplaren von *T. fabula* handelt es sich um verdriftete Jungtierstadien mit einer Schalenlänge von meist mehr als 1 mm. Die Hauptansiedlungszeit der pelagischen Larven war demnach im Juli.

In der Probenserie "Sukzession" siedelten sich im Juni 1985 und 1986 erst vereinzelt Postlarven an. Im Juli stieg dann die Dichte von *T. fabula* auf maximale Werte von 15435 Ind./0,1 m² (1985) und 1350 Ind./0,1 m² (1986) an.

Die Postlarven traten mit einer mittleren Schalenlängen von etwa 350 µm (200-500 µm) im Juli auf (Abb.A16, im Anhang). Die Jungtiere waren bis September 1985 auf eine mittlere Länge von 0,7 mm (maximal 1,3 mm) und bis September 1986 auf immerhin 1,0 mm im Mittel (maximal 1,4 mm) herangewachsen. Im August 1985 und im September 1986 kam es zu einer erneuten, zahlenmäßig aber deutlich geringeren, Ansiedlung von Postlarven. Gegen Jahresende 1985 wurden keine Individuen von *T. fabula* mehr auf den Sukzessionssubstraten gefunden, während im November und Dezember 1986 noch wenige größere Exemplare mit 1,8 bis 2,2 mm Schalenlänge auftraten.

Die monatliche Mortalitätsrate war 1985 am höchsten zwischen August und September (80%) und 1986 bereits zwischen Juli und August (70%).

An der Vergleichsstation NE FPN zeichnete sich 1985 und 1986 ebenfalls im August eine dichte Ansiedlung der Postlarven von *T. fabula* mit einem Anstieg der Individuenzahlen auf 22858 bzw. 2483 Ind./0,1 m² ab. Während der sehr dichte Brutfall 1985 bereits im Oktober auf nur noch wenige Individuen dezimiert war, blieben die Dichten bis November 1986 annähernd stabil. Dies deutet auf eine dichteabhängige Mortalität der Postlarven hin. Im Februar 1986 wurde ein erneuter Brutfall registriert.

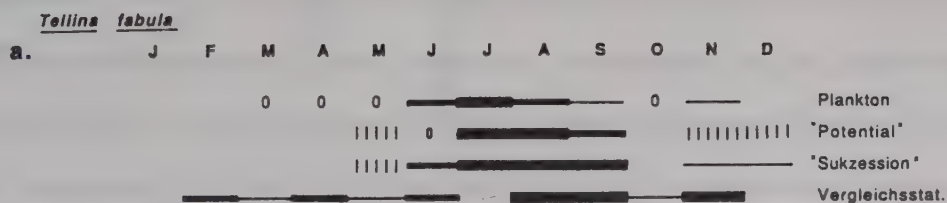
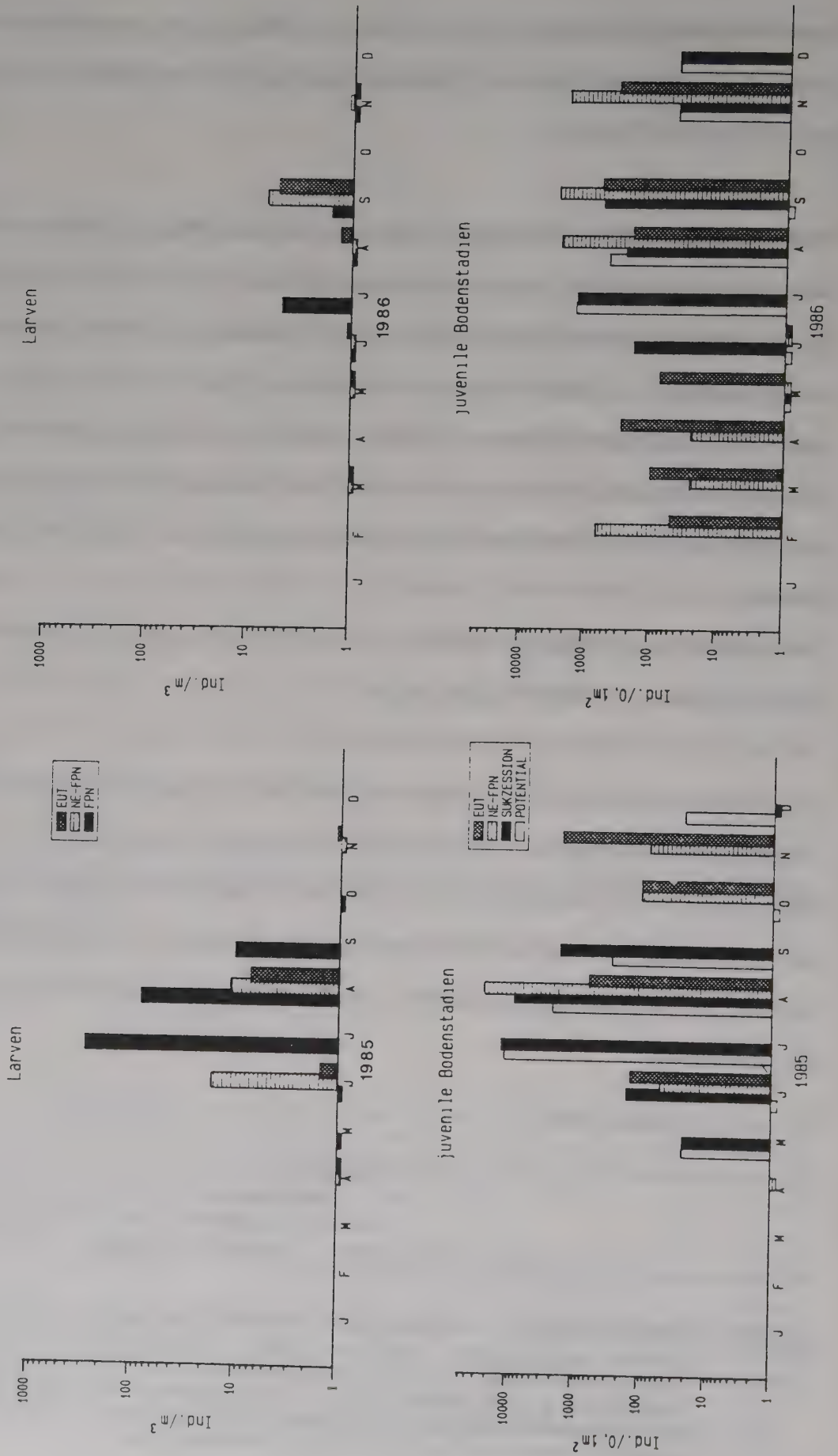


Abb. 34. Individuendichte von *Tellina fabula* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenserien für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *T. fabula* nicht vorkam (Abb. 34b. s.nächste Seite).

Abb. 34b.

b.



Da die mittlere Schalenlänge der Postlarven im August 1985 und 1986 etwa 550 μm war, ist anzunehmen, daß die Ansiedlung an der Station NE FPN wie auf den experimentellen Substraten schon im Juli stattgefunden hat. Umso bemerkenswerter ist die enorme Dichte von *T. fabula* an dieser Station im August beider Jahre, die noch größer war als die Dichte auf den experimentellen Substraten. Die Postlarven erreichten bis November 1986 eine mittlere Schalenlänge von 1,0 mm und maximal 1,5 mm.

An der Station EUT wurde ein nur leichter Anstieg der Individuenzahlen von *T. fabula* zur Hauptsiedlungszeit festgestellt. Nur im November 1985 stiegen die Individuenzahlen durch die erneute Ansiedlung von Postlarven auf ein Maximum von 1544 Ind./0,1 m² an. Die Ansiedlung im Sommer fand auch an dieser Station in beiden Jahren im Juli statt, erkennbar daran, daß die Postlarven in den Proben von August schon deutlich größer als die ersten Bodenstadien waren. Ihr Wachstum bis November ist vergleichbar mit dem Wachstum an der Station NE FPN und auf den experimentellen Substraten.

T. fabula ist die zweithäufigste Art in der "*Tellina-fabula*-Assoziation" in der Deutschen Bucht (SALZWEDEL et al. 1985). Die Populationen haben eine ausgedehnte Reproduktionsperiode von März bis September mit 1 oder 2 Hauptlarvenfällen zu Beginn und am Ende dieser Periode (SALZWEDEL 1979). FOSSHAGEN (1965, zitiert bei MUUS 1973) fand Larven im Öresund vor allem von Juli bis Oktober und MUUS (1973) registrierte dort den Hauptlarvenfall im August.

Das in der vorliegenden Untersuchung festgestellte Wachstum der Postlarven stimmt mit den Größenangaben von SALZWEDEL (1979) überein. Er stellte fest, daß im Sommer angesiedelte Tiere bis zum Winter auf etwa 1,2 mm Schalenlänge heranwachsen. Während SALZWEDEL für einjährige Tiere im darauffolgenden Sommer etwa 3 mm Schalenlänge angibt, berichtet MUUS (1973) von einer mittleren Schalenlänge von nur etwa 1,5 mm für einjährige Tiere. Die sehr hohe Mortalität der Postlarven führte dazu, daß am Jahresende nur noch vereinzelt Jungtiere von *T. fabula* angetroffen wurden. Die Rekrutierung der Art war daher sowohl im Experiment als auch im natürlichen Habitat wenig erfolgreich. Allerdings zeigen die Ergebnisse, daß *T. fabula* ein großes Potential für Massenentwicklungen der Larven im Plankton und starke Brutfälle in den Feinsandgebieten der Deutschen Bucht hat. Dies ermöglicht den Populationen, lokale Störungen

der adulten Bestände schnell auszugleichen. ZIEGELMEIER (1978) berichtet, daß die Bestände von *T. fabula* in der östlichen Deutschen Bucht nach dem kalten Winter 1962/63 fast vollständig ausgelöscht waren.

Venus aff. striatula

Die Larven von *V. aff. striatula* wurden von Juni bis November mit maximal 52 Ind./m³ im Plankton angetroffen (Abb.35).

Im Gegensatz zu den vor allem 1986 eher seltenen Larvenfunden wurden juvenile Bodenstadien dieser Muschel sowohl an den Vergleichsstationen als auch auf den experimentellen Substraten bei fast allen Probennahmen registriert. Möglicherweise wurden die ersten, noch sehr kleinen Veligerstadien dieser Art mit dem verwendeten Planktonnetz (150 µm Maschenweite) nicht erfaßt. Die Postlarven waren im natürlichen Habitat und im Experiment in vergleichbaren Dichten vertreten und erreichten maximal 2548 Ind./0,1 m².

Das kleinste Bodenstadium, das in den Proben gefunden wurde, hatte eine Schalenlänge von nur 150 µm. Bei Individuen mit weniger als 200 µm Schalenlänge war die Ausbildung der Dissoconcha, der Schale der juvenilen und adulten Tiere, noch nicht zu erkennen. Frühe Bodenstadien mit einer mittleren Schalenlänge von 200 bis 250 µm wurden fast das ganze Jahr über sowohl an den Vergleichsstationen als auch in beiden experimentellen Probenserien angetroffen. Auf den experimentellen Substraten der Serie "Sukzession" wurde kein Wachstum der Postlarven registriert mit Ausnahme einzelner Tiere, die im August Schalenlängen von etwa 0,6 bzw. 0,75 mm erreicht hatten. Angaben über den genauen Zeitpunkt der Ansiedlung der Larven sind somit kaum möglich. Das Besiedlungspotential, sei es durch pelagische Larven oder driftende Jungtierstadien, deren Wachstum stagnierte, war jedoch am größten im Frühsommer und Herbst (s. Abb.35). An den Vergleichsstationen war ein Ansiedlungsschub der Postlarven im Sommer und im November 1985 zu erkennen. Die Tiere, die sich an der Station NE FPN vermutlich im Juni/Juli angesiedelt hatten, wiesen im August eine mittlere Schalenlänge von 0,5 mm, im Oktober eine mittlere Länge von

1,1 mm und im Februar eine mittlere Länge von 1,2 mm auf (Abb.A17, im Anhang). Das Wachstum stagnierte anscheinend in den Wintermonaten.

An der Station EUT waren die Jungtiere, die sich im Sommer 1985 angesiedelt hatten, erst in den Novemberproben mit einer mittleren Schalenlänge von etwa 1,3 mm in größerer Anzahl präsent. Dies weist auf eine fleckenhafte Verteilung der Jungtiere hin. Auch hier deuten die Daten darauf hin, daß das Wachstum der Jungtiere von November 1985 bis Februar 1986 stagnierte.

Die Individuen, die sich im November 1985 angesiedelt hatten, wuchsen ebenfalls nicht in den Wintermonaten. Die Kohorte blieb bis April 1986 nahezu unverändert. Über das Wachstum dieser Tiere im Jahre 1986 sind wegen der zu geringen Individuenzahlen keine Angaben zu machen.

Auch über die monatlichen Mortalitätsraten der Postlarven von *V. aff. striatula* ist wegen der Anzeichen auf eine fleckenhafte Verteilung sowie eine mögliche Drift sehr kleiner Bodenstadien keine Aussage möglich.

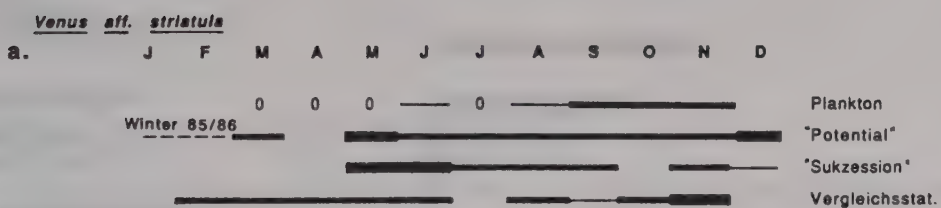
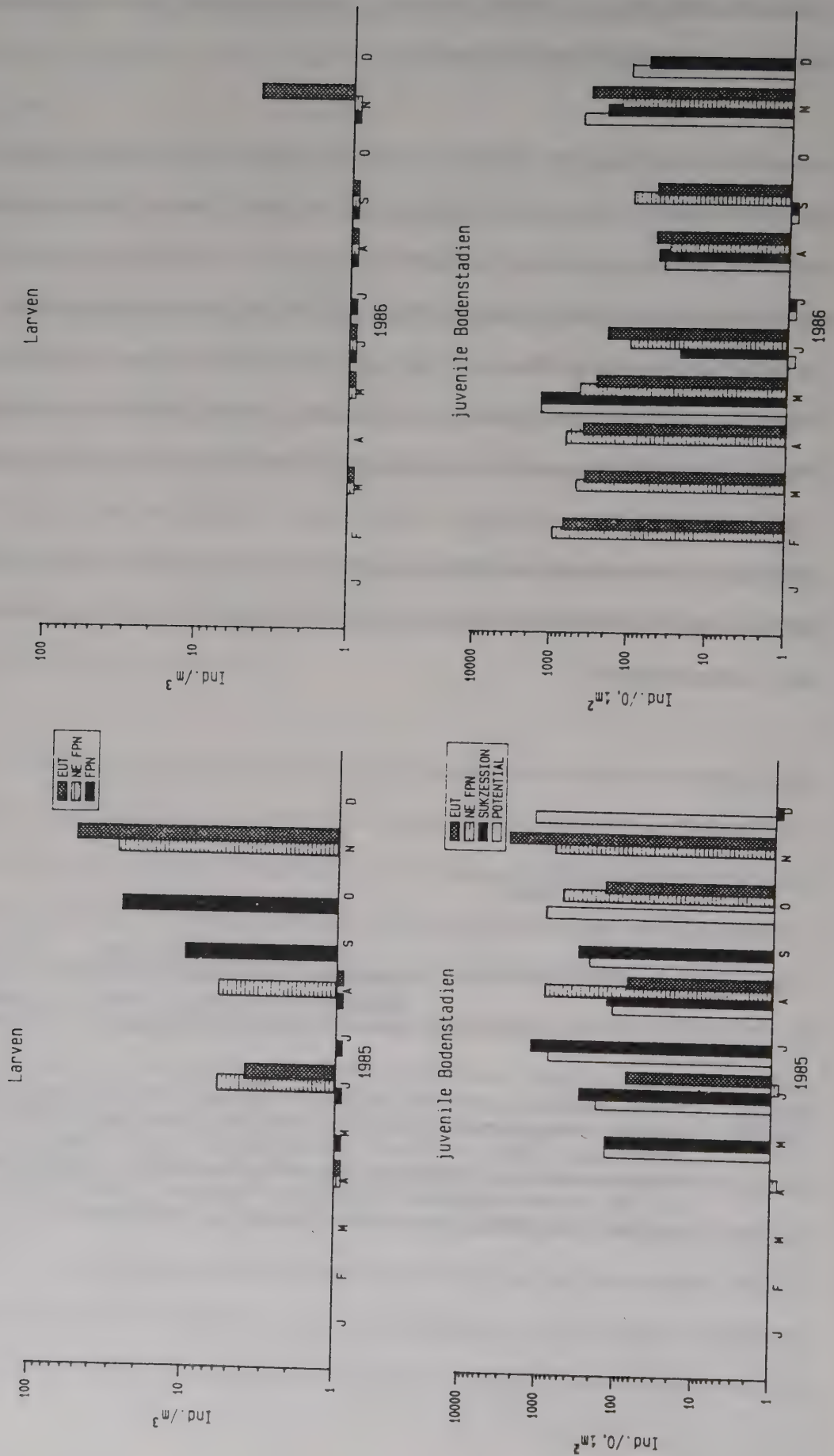


Abb. 35. Individuendichte von *Venus aff. striatula* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenreihen für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *V. aff. striatula* nicht vorkam. (Abb. 35b. s. nächste Seite).

Abb. 35b.

b.



V. aff. striatula gehört zu den dominierenden Arten der "*Amphiura-filiformis*-" und "*Tellina-fabula*-Assoziationen" in der Deutschen Bucht (SALZWEDEL et al. 1985). REES (1951) fand die Larven in der Nordsee von September bis November. LEBOUR (1938) gibt als Laichzeit bei Plymouth die Monate Februar, März und Mai an. Wie in der Deutschen Bucht stellte GUILLOU (1985) zwei Ansiedlungsschübe in der Bucht von Douarnenez (Frankreich) fest, während MUUS (1973) frühe Postlarven im Öresund nur im August fand. ANSELL (1961) gibt eine 3 Monate dauernde Ansiedlungsperiode an der schottischen Küste im Sommer an. Nachdem die Postlarven dort 1 bis 3 mm Schalenlänge bis zum folgenden Winter erreicht hatten, kam das Wachstum zum Stillstand. Auch die Adulten wuchsen lediglich in den Sommermonaten Mai bis August. In der Deutschen Bucht war das Wachstum der Postlarven ähnlich. Die im Sommer angesiedelten Tiere wuchsen bis zum Winter auf etwa 1 bis 2 mm Länge. Auch das Wachstum der im November angesiedelten Postlarven stagnierte im Winter und Frühjahr, was auf ein temperaturabhängiges Wachstum hindeutet. Die damit verbundene hohe Mortalität der Postlarven kann anscheinend lokal durch die Drift der sehr kleinen Bodenstadien ausgeglichen werden, so daß eine kontinuierliche Besiedlung gewährleistet wird und die Postlarven bei Verbesserung der Umweltbedingungen heranwachsen können.

Nucula aff. nitidosa

In den Planktonfängen traten Larven von *N. nitidosa* nicht auf.

In der experimentellen Serie "Potential" siedelten sich die Postlarven im Mai und Juli und von September bis Dezember an sowie auf den Substraten, die im Winter 1985/86 exponiert waren. Juvenile Bodenstadien dieser Muschel wurden insbesondere an der Station EUT angetroffen (Abb.36). Die Dichten waren im Frühsommer und im November beider Jahre erhöht und erreichten ein Maximum von 5317 Ind./0,1 m².

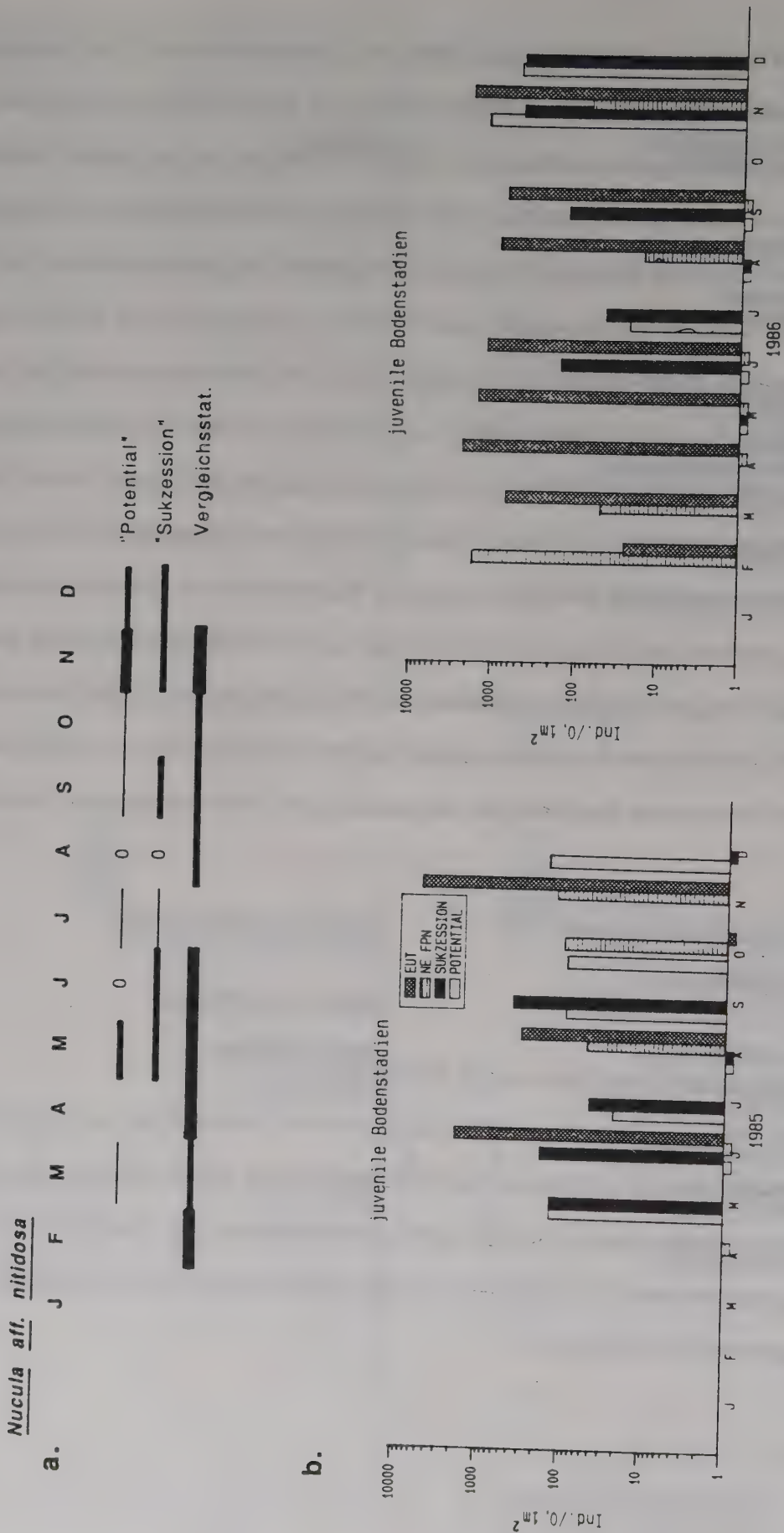


Abb. 36. Individuendichte von *Nucula aff. nitidosa* im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb. 28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenreihen für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *Nucula aff. nitidosa* nicht vorkam.

Die Schale des kleinsten Bodenstadiums, das in den Proben gefunden wurde, maß nur 100 μm . Bei Tieren mit weniger als 200 μm Schalenlänge war die Anlage der Dissoconcha noch nicht erkennbar. Das frühe Wachstum der Postlarven läßt sich an der Station EUT verfolgen (Abb.A18, im Anhang). Aufgrund der vergleichsweise hohen Individuenzahlen der Postlarven mit 100 bis 300 μm Schalenlänge in den Proben von Juni und November 1985 sowie von April und November 1986 ist anzunehmen, daß die Hauptansiedlung zu dieser Zeit erfolgte. Daß kleine Bodenstadien zu jeder Jahreszeit vorkamen, kann entweder darauf zurückgeführt werden, daß sukzessive Brutfälle nahezu das ganze Jahr über stattgefunden haben, oder daß das Wachstum der frühen Postlarven stagnierte. Ein Wachstum der im Frühjahr 1986 angesiedelten Jungtiere, die im April in der Größenklasse von 100 bis 600 μm zusammengefaßt werden, blieb bis August aus. Erst im September und November wurde eine Zunahme der maximalen Schalenlänge auf 1,1 bzw. 3,2 mm registriert.

Die monatliche Mortalitätsrate der Postlarven war wegen ihres stagnierenden Wachstums, des anscheinend ausgedehnten Ansiedlungszeitraums sowie einer möglichen Drift von Postlarven nicht zu bestimmen.

Die Art tritt dominierend in der "*Nucula-nitidosa*-" und in der "*Amphiura-filiformis*-Assoziation" und mit wenigen Individuen auch in der "*Tellina-fabula*-Assoziation" in der Deutschen Bucht auf (SALZWEDEL et al. 1985). Infolge der anscheinend nur kurzen Larvalphase und der geringen Größe der siedlungsbereiten Larven (170-180 μm nach WEBB 1987 und eigene Messungen), wurde die Art in Planktonfängen außer von LEBOUR (1938) bisher nicht gefunden. Die Funde der Postlarven an der Station EUT stimmen mit den Angaben von RACHOR (1975) über eine Population dieser Muschel in einem Schlickgebiet in der inneren Deutschen Bucht überein. Er fand eine ausgedehnte Reproduktionsperiode mit sukzessiven Larvenfällen vom Spätsommer bis zum Frühjahr und maximale Reproduktion zu Beginn und am Ende dieser Periode. Auch RACHOR schließt Brutfälle das ganze Jahr hindurch sowie eine Drift von Postlarven nicht aus.

Die im Frühjahr angesiedelten Postlarven hatten bis zum Winter 1 bis 3 mm Schalenlänge erreicht und waren vor allem zur Zeit maximaler Temperaturen im Spätsommer gewachsen. RACHOR gibt

für einjährige Tiere Längen von bis zu 3,5 mm an. Während die Jungtiere an der Station EUT anscheinend ähnlich günstige Wachstumsbedingungen wie im Schlickgebiet der inneren Deutschen Bucht antrafen, blieb ein Wachstum der Postlarven auf den feinsandigen Sedimenten der Station NE FPN und auf den experimentellen Substraten aus. Dies hängt vermutlich mit der Ernährung der Muscheln zusammen, die als vornehmlich selektive Substratfresser auf einen hohen Anteil von organischem Material im Boden angewiesen sind.

Spisula subtruncata

Die Larven von *S. subtruncata* wurden von Mai bis November in den Planktonfängen angetroffen (Abb.37). Sie erreichten maximale Dichten von 301 Ind./m³.

Die Funde der Postlarven in der Probenserie "Potential" von Mai bis Dezember und im Winter 1985/86 spiegeln die ausgedehnte Periode des Larvenvorkommens wider. Ebenso wie die Larven waren auch die Jungtiere in den Benthosproben im Sommer 1985 zahlreicher als im Sommer des folgenden Jahres. 1986 stiegen die Dichten der Jungtiere erst zum Jahresende auf maximal 1463 Ind./0,1m² an. *S. subtruncata* geht mit etwa 200 bis 300 µm Schalenlänge zum Bodenleben über. Tiere dieser Größe siedelten sich aber auch an den Vergleichsstationen und auf den experimentellen Substraten der Serie "Sukzession" über einen langen Zeitraum von Februar bzw. Mai bis Dezember an.

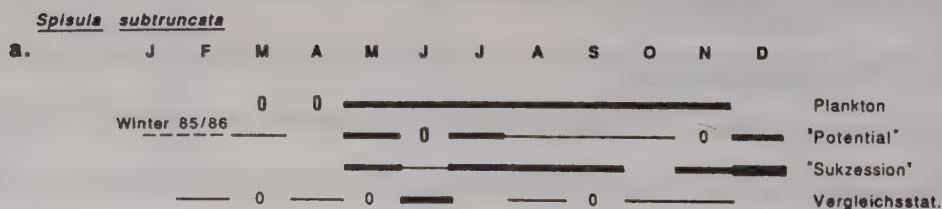
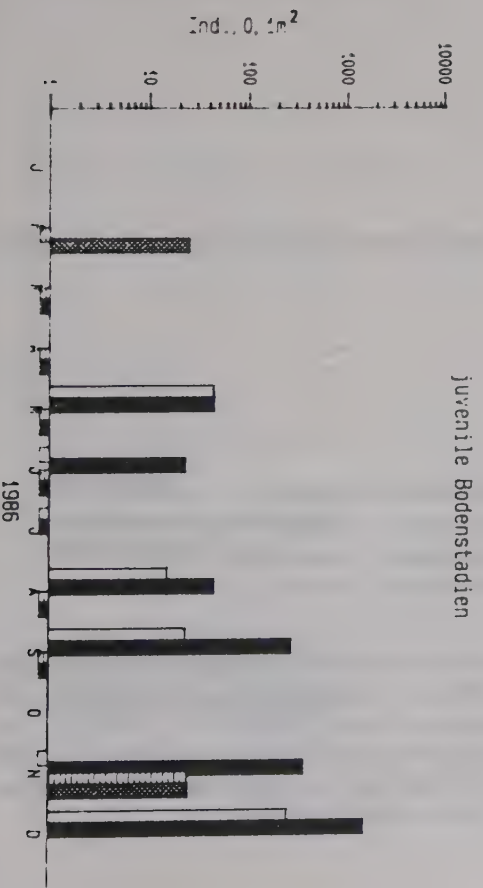
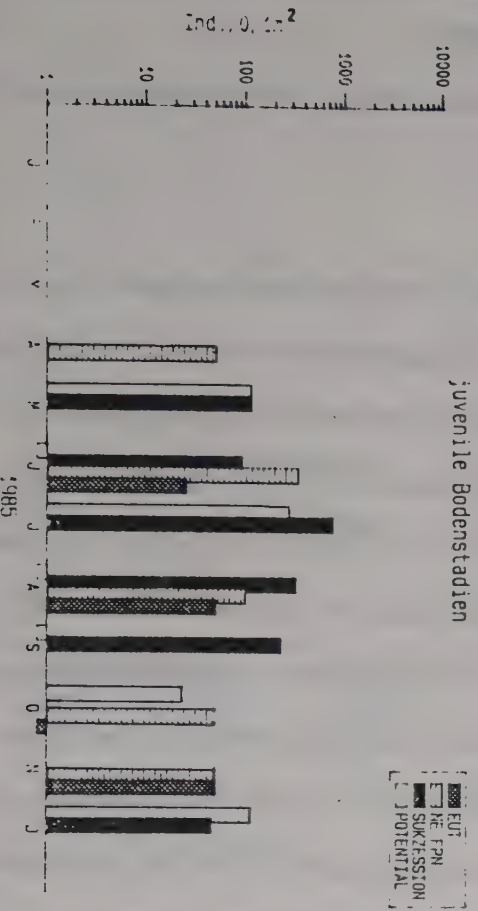
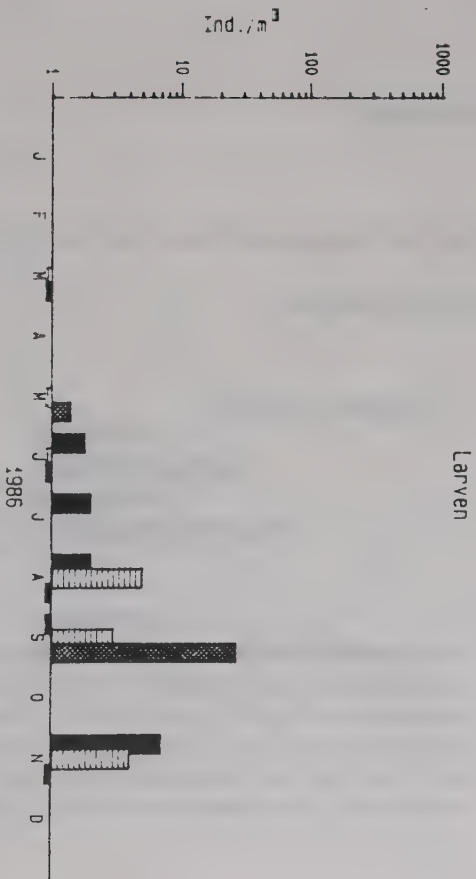
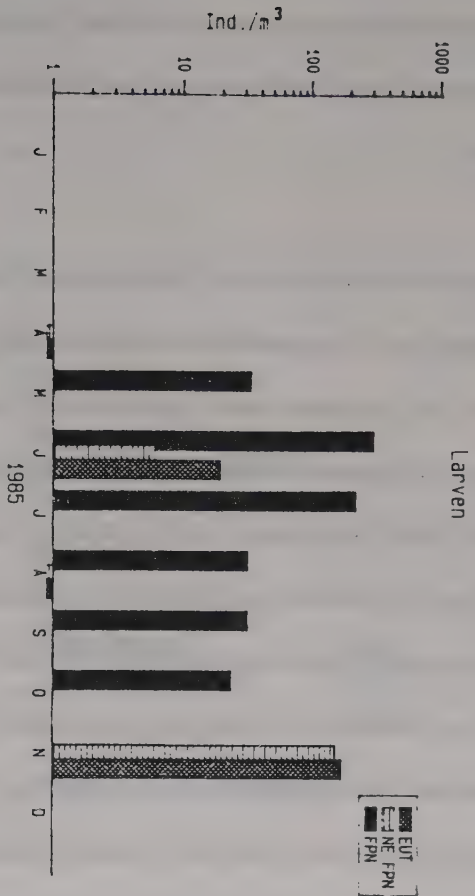


Abb. 37. Individuendichte von *Spisula subtruncata* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenserien für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *S. subtruncata* nicht vorkam (Abb. 37b. s.nächste Seite).

Abb. 37b.

b.



Das Wachstum der Postlarven ist sowohl im Experiment als auch im natürlichen Habitat gering. Nur vereinzelt wurden Schalenlängen von mehr als 1 mm gemessen.

Die Mortalitätsrate der Postlarven ist aufgrund der ausgedehnten Ansiedlungsphase nicht abzuschätzen.

S. subtruncata kommt mit adulten Tieren vor allem in der "*Nucula-nitidosa*-Assoziation" und in geringer Dichte auch in den anderen Gemeinschaften der Deutschen Bucht vor (SALZWEDEL et al. 1985). In der Literatur sind Larvenfunde aus unterschiedlichen Meeresgebieten zu verschiedenen Jahreszeiten und nahezu das ganze Jahr hindurch bekannt (KÄNDLER 1926, JÖRGENSEN 1946, SCHRAMM 1962 (zitiert bei MUUS 1973)). MUUS (1973) fand mehrere Brutfälle pro Jahr. Sie traf die Jungtiere aber meist nach 2 Monaten nicht mehr in ihren Proben an. Die Angaben aus der Literatur bestätigen die Funde in der Deutschen Bucht, d.h. das Vorkommen von Larven und Juvenilen nahezu das ganze Jahr hindurch sowie die anscheinend sehr hohe Mortalität und das geringe Wachstum der Postlarven. Über eine hohe Mortalität der Postlarven von *S. subtruncata* an der französischen Mittelmeerküste berichten auch CATTANEO & MASSE (1983).

Montacuta ferruginosa

Die Larven von *M. ferruginosa* traten von Juli bis November mit maximal 415 Ind./m³ in den Planktonfängen auf (Abb.38).

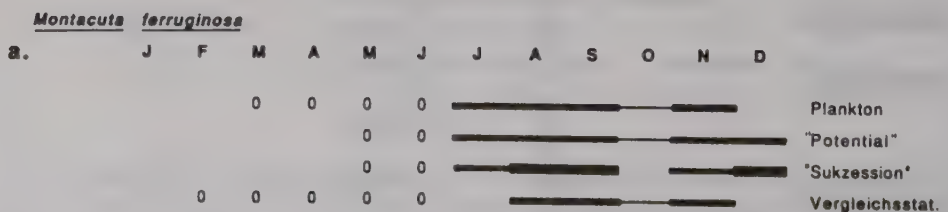
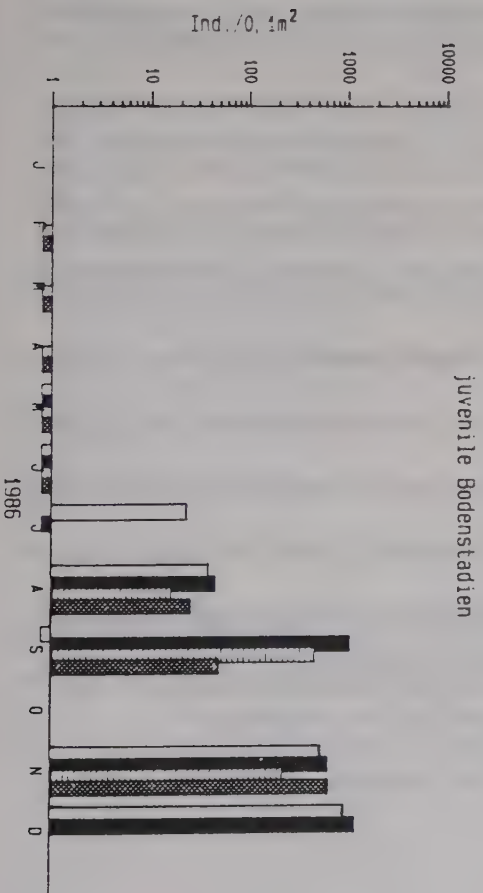
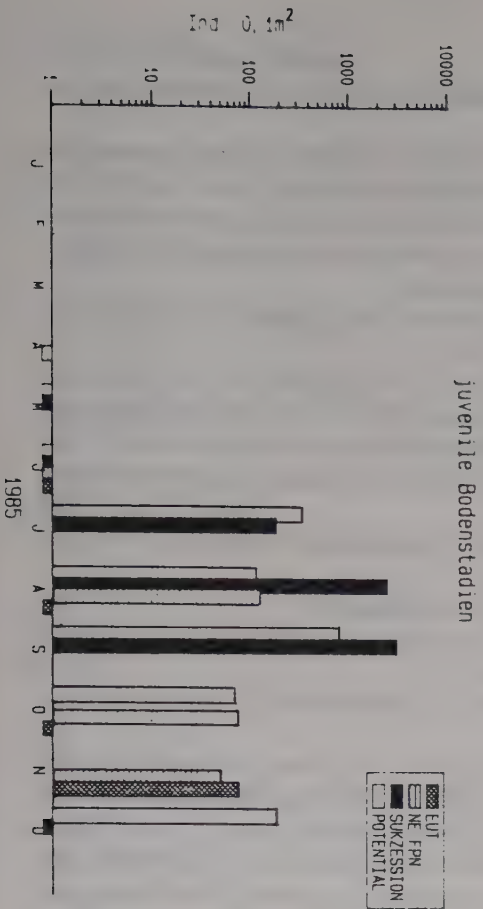
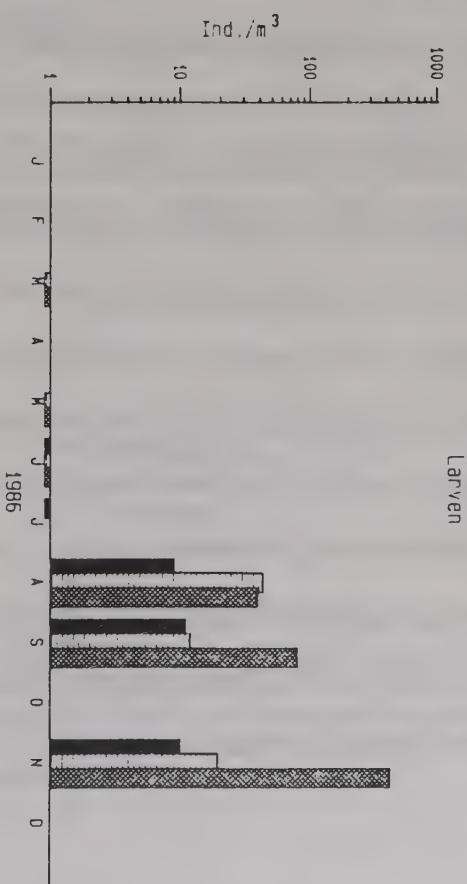
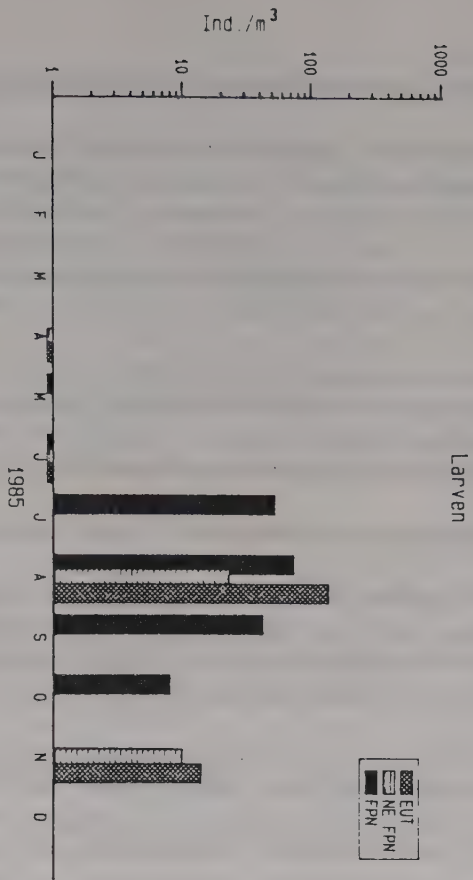


Abb. 38. Individuendichte von *Montacuta ferruginosa* im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenreihen für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *M. ferruginosa* nicht vorkam (Abb. 38b. s. nächste Seite).

Abb. 38b.

b.



Entsprechend dem Larvenvorkommen wurden auch die benthischen Jungtiere ausschließlich in der zweiten Jahreshälfte angetroffen (maximal 2948 Ind./0,1m²). Sowohl in der Probenserie "Potential" als auch in der Serie "Sukzession" und an den Vergleichsstationen siedelten sich von Juli bis Dezember 1985 und 1986 ständig wieder neue Postlarven an.

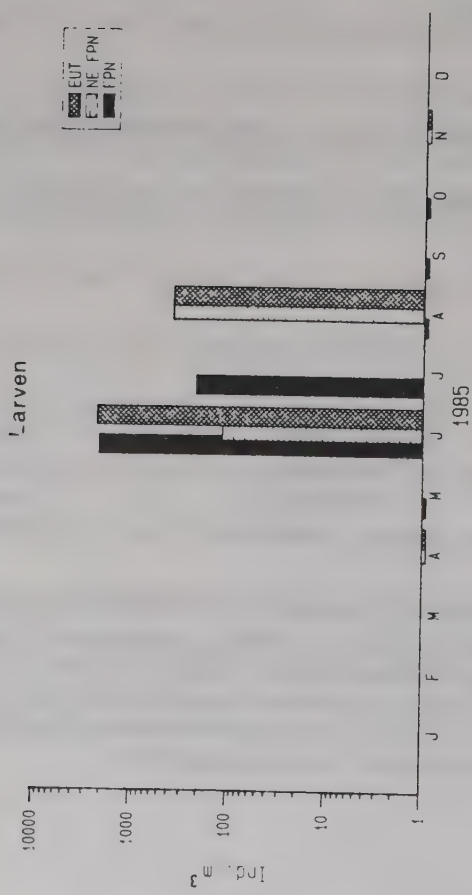
Die Schalenlänge der postlarvalen Bodenstadien variierte von etwa 200 bis 400 µm. Die Tiere sind auf den experimentellen Substraten kaum gewachsen (Abb. A19, im Anhang). Nur einzelne Tiere erreichten Schalenlängen von mehr als 0,5 mm. Auch an den Vergleichsstationen NE FPN und EUT wurden im November 1986 Längen von nur ca. 0,5 bis 1 mm festgestellt.

Eine monatliche Mortalitätsrate kann nicht angegeben werden.

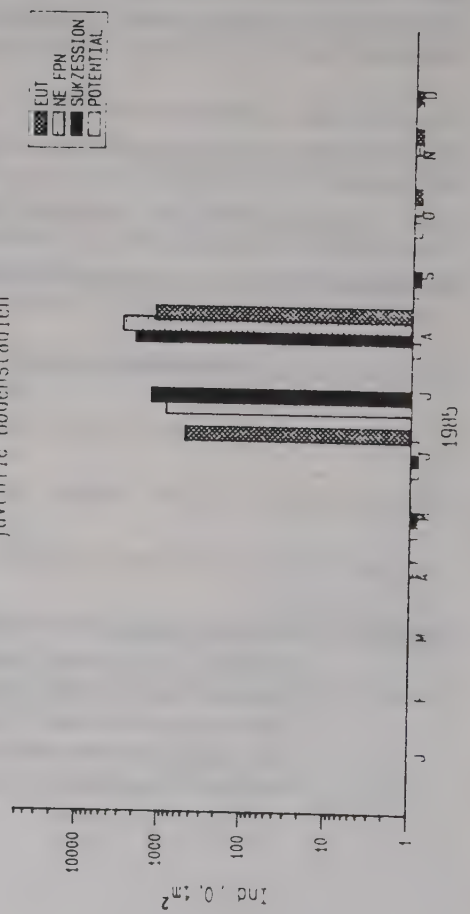
Adulte dieser Muschel sind in der "*Tellina-fabula*-" und in der "*Nucula-nitidosa*-Assoziation" in der Deutschen Bucht relativ zahlreich (SALZWEDEL et al. 1985). Die Larvenfunde im Sommer und Herbst stimmen mit den Angaben von REES (1951) und LEBOUR (1938) für die Nordsee und bei Plymouth überein. Die Muschel lebt vergesellschaftet mit grabenden Seeigeln, insbesondere mit *Echinocardium cordatum*, an deren Stacheln sie sich schon als Postlarve (ab 330 µm Schalenlänge) mit Hilfe von Byssusfäden festsetzt. GAGE (1966), der ausführlich den Vorgang der Ansiedlung beschreibt, gibt an, daß sich Postlarven bei Plymouth hauptsächlich im Spätsommer bis zum Winter auf den Seeigeln ansiedeln. Ich habe nie Postlarven von *M. ferruginosa* gefunden, die sich an Jungtieren von *E. cordatum* festgeheftet hatten, obwohl juvenile Seeigel von Juni bis September häufig vertreten waren (s.u.). Entweder wurden die Verbindungen durch das Spülen der Proben zerstört, oder die Postlarven setzen sich nur an adulten Seeigeln fest. So stellte A. KÜNITZER (Bremerhaven, persönliche Mitteilung) bei *E. cordatum* aus der zentralen Nordsee fest, daß nur die adulten Tiere mit *M. ferruginosa* unterschiedlichster Altersstadien besetzt waren. GAGE (1966) nimmt an, daß freilebende Jungtiere der Muschel eine lange Zeit am Boden existieren können, ohne zu wachsen.

Abb.39b.

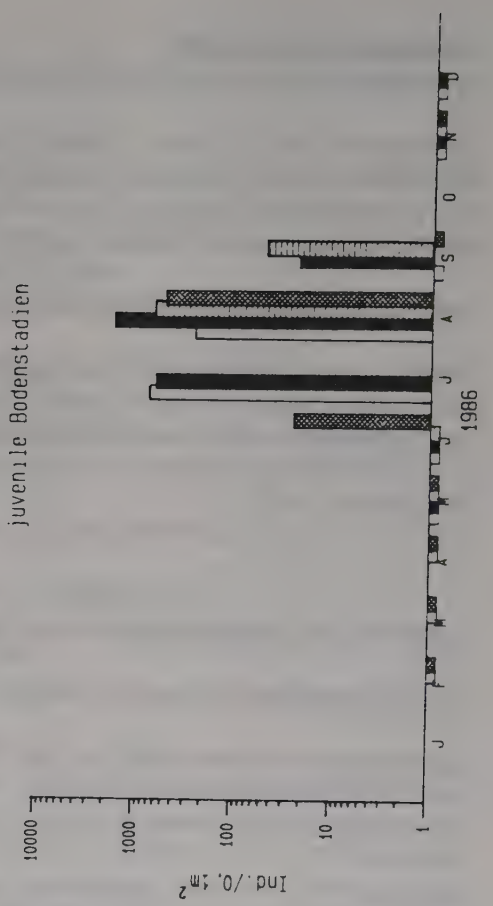
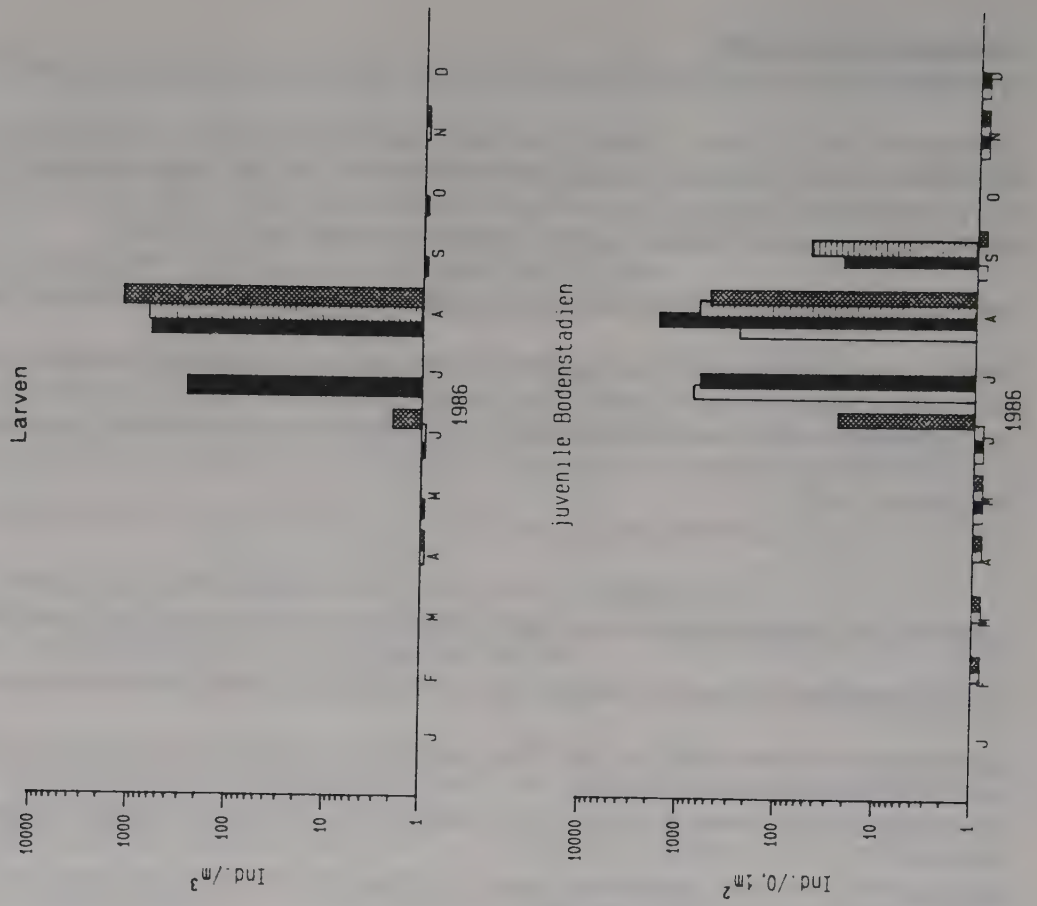
b.



juvenile Bodenstationen



juvenile Bodenstationen



E. cordatum ist weit verbreitet in der Deutschen Bucht und tritt in allen Bodentier-Assoziationen und auf verschiedenen Sedimenttypen relativ häufig auf (SALZWEDEL et al. 1985). An der Küste Northumberlands pflanzt sich die Art von Juni bis August fort (BUCHANAN 1966). THORSON (1946) fand die Larven im Öresund von Juni bis Oktober. Hohe Dichten der Larven stellten BOSSELMANN (1984) und GERDES (1985) im Juni und August 1982 und 1983 in der Deutschen Bucht fest.

Die Ansiedlung der Postlarven war in der vorliegenden Untersuchung weder im natürlichen Habitat noch auf den experimentellen Substraten erfolgreich. BUCHANAN (1966), ZIEGELMEIER (1978) und BEUKEMA (1985) berichten, daß die Seeigelpopulationen in verschiedenen Gebieten der Nordsee nur aus wenigen Jahrgängen bestehen, die sich, wie BEUKEMA annimmt, synchron über weite Gebiete rekrutiert haben. Die anscheinend jedes Jahr auftretenden großen Larven- und Juvenilendichten von *E. cordatum* in der Deutschen Bucht erlauben vermutlich eine rasche Kompensation starker Schwankungen der adulten Populationen, die in diesem Seegebiet u.a. durch kalte Winter (ZIEGELMEIER 1978) und Sauerstoff-Defizite im Bodenwasser (v. WESTERNHAGEN et al. 1986, NIERMANN et al. 1989, im Druck) dezimiert werden.

Ophiura sp.

Bei den im Benthos gefundenen Schlangensternen der Gattung *Ophiura* handelt es sich wahrscheinlich vornehmlich um Vertreter der Art *O. albida*.

In den Planktonfängen wurden neben den Ophiopluteus-Larven häufig frühe postlarvale Stadien angetroffen, die etwa 60% aller im Plankton gefangenen Individuen von *O. albida* ausmachen. Larvale und postlarvale Stadien zusammengefaßt traten in beiden Jahren über einen langen Zeitraum von Mai bis November mit maximal 757 Ind./m³ auf (Abb.40).

Aufgrund der Funde im Plankton und dem Körperscheiben-Durchmesser der kleinsten Tiere in den Benthosproben ist anzunehmen, daß Postlarven von *Ophiura* sp. von Juni bis Dezember zum Bodenleben übergangen. Auf den experimentellen Substraten, die von Dezember 1985 bis März 1986 exponiert waren, hatte sich *Ophiura* sp. ebenfalls angesiedelt. Die Größe der frühen

Postlarven variierte von etwa 250 bis 400 µm. In der experimentellen Probenserie "Potential" wurden allerdings fast immer auch Individuen mit einer Körperscheibe von 0,5 bis 1,7 mm Durchmesser angetroffen, was darauf hinweist, daß auch größere Jungtiere wahrscheinlich regelmäßig verdriftet wurden.

Auf den experimentellen Substraten waren Jungtiere z.T. zahlreicher vertreten als im natürlichen Habitat. Im Verlauf der Sukzession erreichten die Jungtiere eine maximale Dichte von 4849 Ind./0,1m².

Die Postlarven zeigten sowohl auf den experimentellen Substraten als auch an den Vergleichsstationen 1985 und 1986 ein relativ langsames Wachstum (Abb.A20, im Anhang). Nur einzelne Tiere erreichten einen Durchmesser der Körperscheibe von mehr als 0,7 mm bis zum Jahresende.

Eine monatliche Mortalitätsrate kann wegen der ausgedehnten Periode der Ansiedlung nicht bestimmt werden.

O. albida kommt in allen Benthos-Assoziation in der Deutschen Bucht meist zahlreich vor (SALZWEDEL et al. 1985). REES (1951) fing die Larven von Mai bis September in der Nordsee, und auch TYLER (1977) stellte Reproduktion bei *O. albida* von Mai bis Oktober fest. Die ausgedehnte Reproduktionsperiode sowie die häufig auftretende Drift von Jungtieren ermöglichte der Art eine ständig neue Besiedlung der experimentellen und natürlichen Sedimente. Die Rekrutierung war jedoch durch eine vermutlich hohe Mortalität der Postlarven wenig erfolgreich.

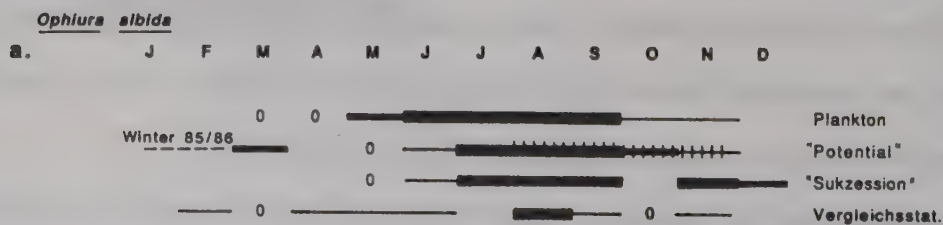
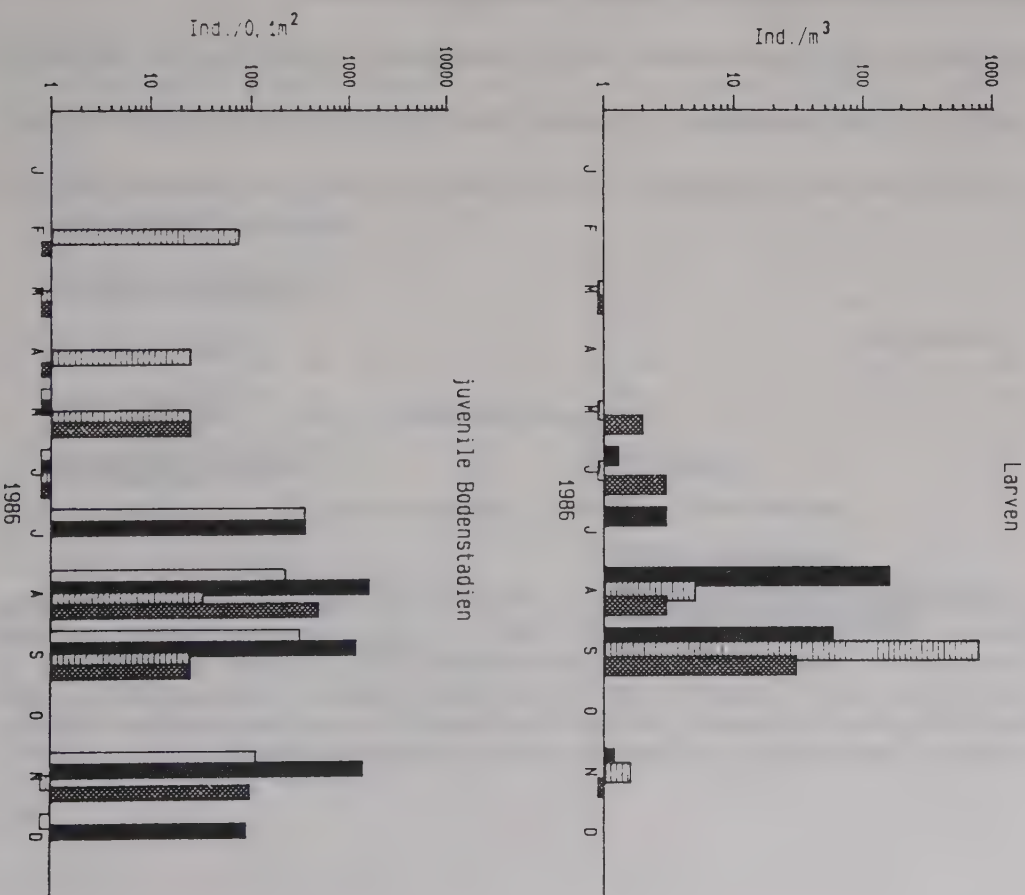
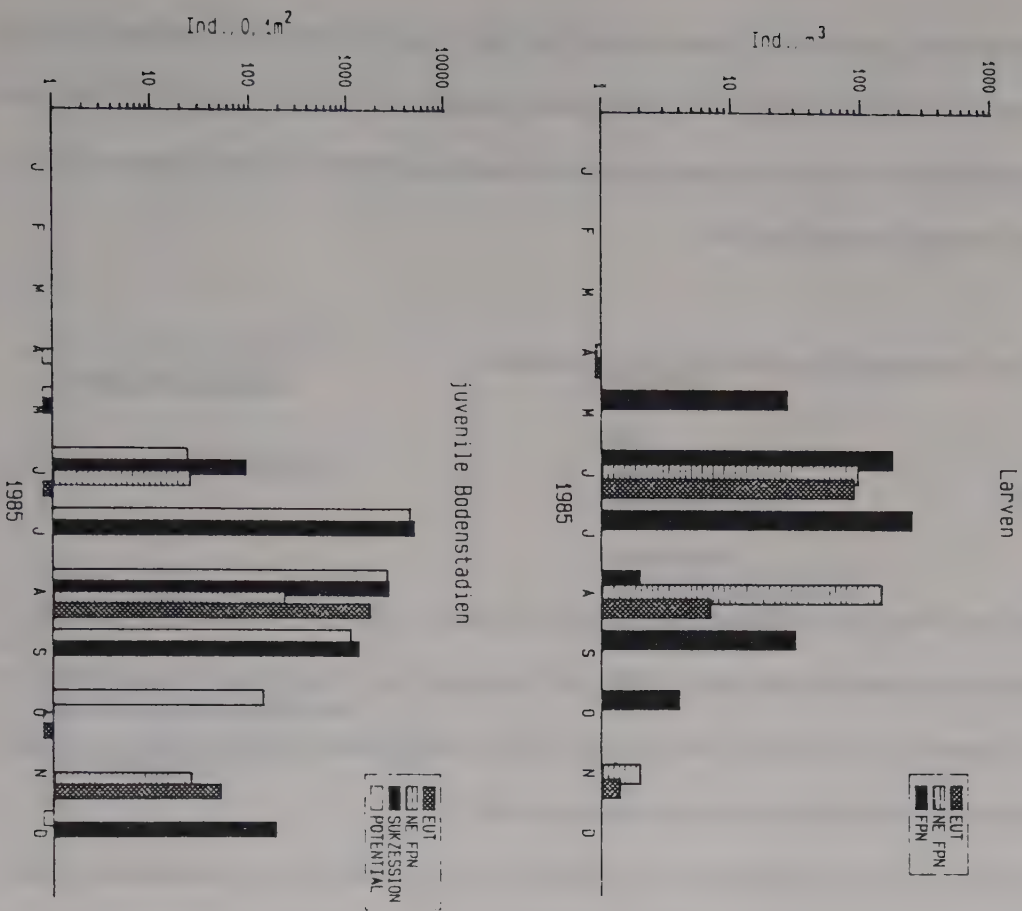


Abb. 40. Individuendichte von *Ophiura* sp. im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenserien für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *Ophiura* sp. nicht vorkam (Abb. 40b. s.nächste Seite).

Abb. 40b.

b.



Auch die Arten *Phaxas pellucidus*, *Eteone longa*, *Spio* spp. und *Phoronis* spp. siedelten sich im Experiment und im natürlichen Biotop in vergleichbaren Dichten an. Die Rekrutierung der Arten im Untersuchungsgebiet war in beiden Jahren anscheinend wenig erfolgreich, da die Postlarven nach der Ansiedlung schnell dezimiert wurden.

4.6.3. Arten, die bevorzugt im natürlichen Biotop siedelten

Magelona spp.

Hauptsächlich zwei Arten dieser Gattung wurden als Jungtiere in den Benthosproben gefunden, nämlich *M. papillicornis* und *M. filiformis*. Lediglich ein Exemplar von *M. allenii* wurde bestimmt. Da die Arten als Larven oder frühe Postlarven von mir nicht unterschieden werden konnten, werden sie als *Magelona* spp. in den Ergebnissen zusammengefaßt.

Die Larven traten von Mai bis September und vereinzelt noch im Oktober und November in den Planktonproben mit maximalen Dichten (870 Ind./m³) im August auf (Abb.41).

Auf den experimentellen Substraten siedelten sich die Postlarven nur vereinzelt an. Sie waren dagegen an beiden Vergleichsstationen bei nahezu allen Probennahmen vertreten. Erhöhte Dichten der Jungtiere wurden entsprechend dem Larvenvorkommen im August/September registriert.

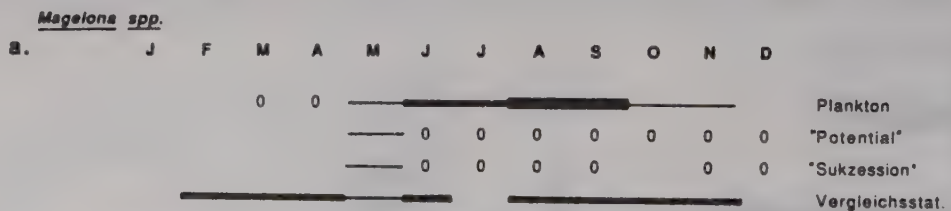
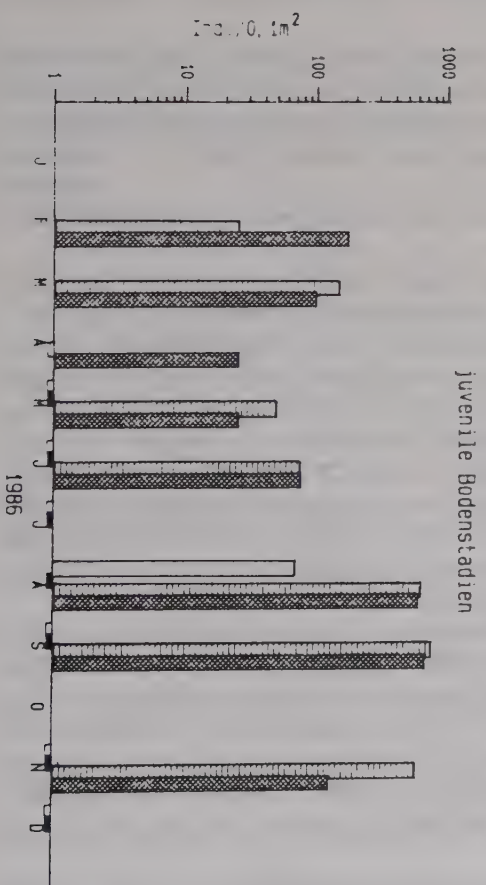
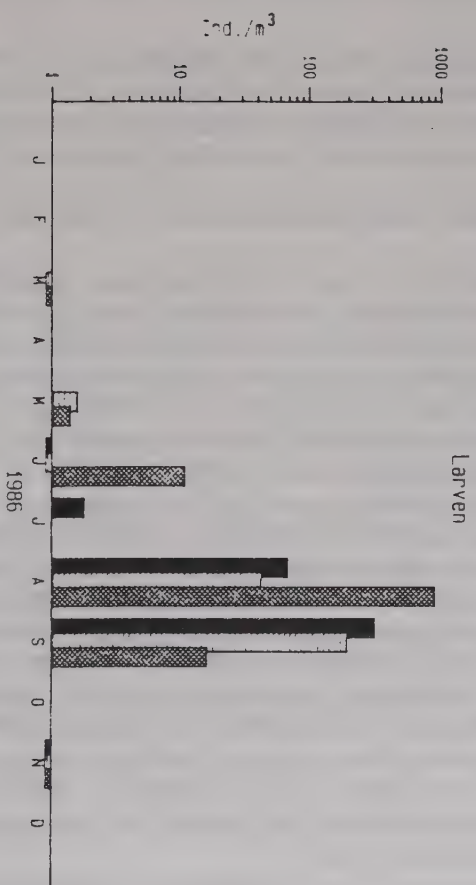
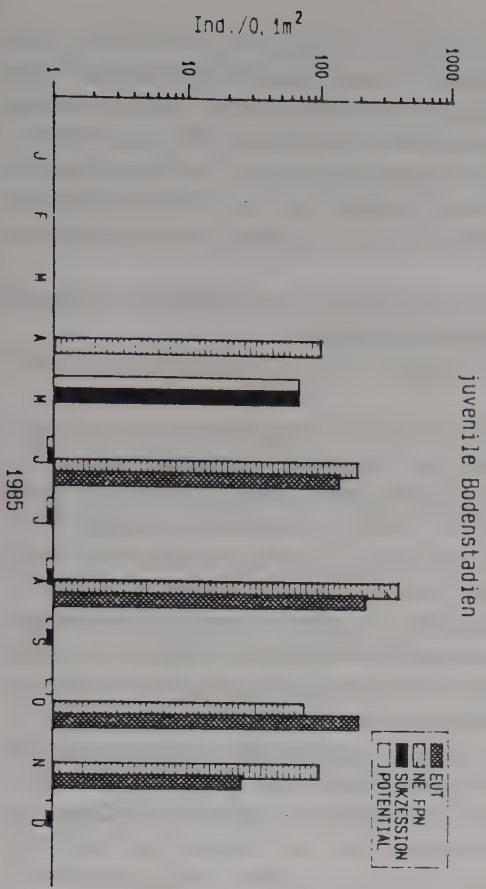
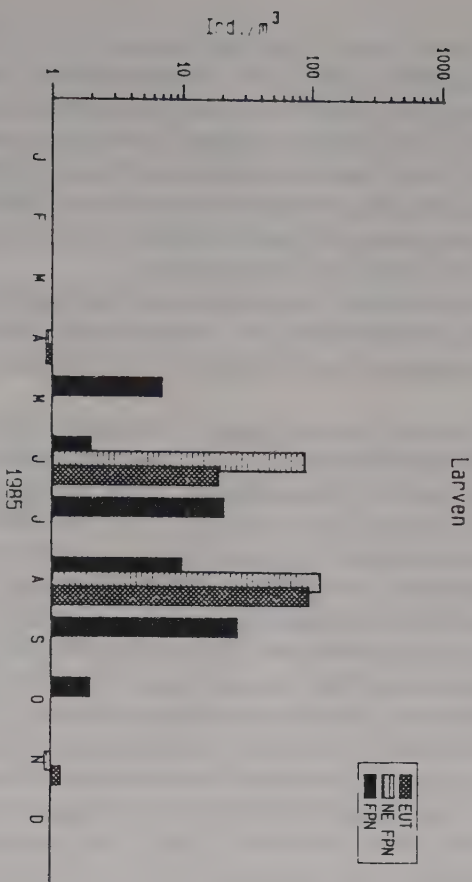


Abb. 41. Individuendichte von *Magellona* spp. im Plankton (als Larven) und im Benthos (als juvenile Bodenstadien) 1985 und 1986, a. schematische Darstellung des Vorkommens 1985 und 1986 (Erläuterungen zum Schema s. Abb.28), b. Abundanzen an den Stationen und in den experimentellen Probenserien für 1985 und 1986 getrennt dargestellt. Die Balken unterhalb der x-Achse bezeichnen Proben, in denen *Magellona* spp. nicht vorkam (Abb. 41b. s.nächste Seite).

Abb.41b.

b.



Frühe Bodenstadien traten mit 21 bis etwa 30 Segmenten insbesondere im August und September auf. Ab Oktober wurden dann auch häufig Jungtiere mit 50 bis 70 Segmenten gefunden. Das Wachstum stagnierte im Winter 1985/86. Von Februar bis Mai 1986 wiesen die Tiere immer noch 40 bis 70 Segmente auf.

Eine monatliche Mortalitätsrate der Jungtiere kann nicht angegeben werden.

Aus den Benthoserhebungen in der Deutschen Bucht sind nur die Arten *M. papillicornis*, *M. minuta* und *M. alleni* bekannt (u.a. SALZWEDEL et al. 1985). Aufgrund ungeeigneter Bestimmungsschlüssel haben die Autoren Individuen der Art *M. filiformis* möglicherweise als *M. alleni* bestimmt. *M. papillicornis* tritt nach SALZWEDEL et al. in allen Benthos-Assoziationen in der Deutschen Bucht auf und ist die häufigste Art in der "*Tellina-fabula*-Assoziation". Larven wurden in großer Zahl schon in früheren Planktonuntersuchungen in der Deutschen Bucht angetroffen (BOSELDMANN 1984, GERDES 1985). Das saisonale Vorkommen der Larven von Mai bis November wird durch die Funde von WILSON (1982) bei Plymouth bestätigt.

Die nur vereinzelt gefundenen Postlarven auf den experimentellen Substraten bei gleichzeitig starkem Larvenvorkommen und dichter Ansiedlung im natürlichen Habitat können ein indirekter Hinweis auf eine aktive Substratwahl der Larven sein. Allerdings kann auch eine außergewöhnlich hohe Mortalität der frühen Postlarven dazu beigetragen haben, daß die Postlarven bei den Probennahmen im Experiment nicht erfaßt wurden. Beide Prozesse - keine Ansiedlung der Larven auf den Substraten oder eine hohe Mortalität der frühen Postlarven - können durch Effekte des Versuchsaufbaus bedingt sein, durch das Fehlen von adulten Tieren der gleichen Art oder durch die Natur des Substrats (s. BHAUD & LeBOUTEILLER-BOUGNOL 1980), das möglicherweise am geeignetsten ist, wenn es von einer etablierten Makrobenthos-Assoziation besiedelt ist.

Nach RACHOR & GERLACH (1978) sind Störungen der Adulten-Populationen von *M. papillicornis* sogar in den stark fluktuierenden Gemeinschaften der Feinsandgebiete im Sublitoral der Deutschen Bucht selten. Es gibt vermutlich selten Areale, in denen die adulten Bestände vollständig eliminiert werden.

eine graduelle Zunahme der Segmentzahl und ein gradueller Verlust der Cilien. Da bei den Mollusken und Echinodermen eine solche Unterscheidung schwierig ist, wurden die einzelnen Larvalstadien in den Planktonuntersuchungen der vorliegenden Arbeit nicht getrennt. Die Individuenzahlen zum Zeitpunkt der Probennahmen repräsentieren somit nicht das tatsächliche Angebot an siedlungsbereiten Larven. Sie geben nur ein kurzfristiges Teilpotential wieder. Die Larven können bis zum Auftreffen auf dem Boden durch Räuber und/oder ungünstige Wachstumsbedingungen (vor allem Nahrungsmangel und Veränderungen in der Temperatur) dezimiert sowie durch horizontale Strömung aus dem Seegebiet verfrachtet werden (u.a. THORSON 1946, 1950, 1966, ARNTZ et al. 1976). Um genauere Informationen über das tatsächliche Larvenangebot zu erhalten, wären noch wesentlich häufigere und nach der Tiefe stratifizierte Planktonprobennahmen nötig. Dies würde einerseits auf eine getrennte Beprobung der Oberflächen- und Bodenwasserschicht hinauslaufen, denn die jungen Larvenstadien halten sich meist in Oberflächennähe auf, während die älteren, siedlungsbereiten Larven infolge der Umkehrung der Photo- und Geotaxis, ihrer Gewichtszunahme oder auch aktiv zum Boden hinabsinken (THORSON 1946, MILEIKOVSKY 1973, BAYNE 1964). Andererseits wäre in Anbetracht der großen räumlichen und zeitlichen Variabilität der Planktonverteilung statt der punktuellen (monatlichen) eine fast kontinuierliche Probennahme erforderlich. Dies war nicht möglich.

Trotz der genannten Einschränkungen läßt sich aber zumindest für die häufigen Arten mit Ausnahme von *Pholoe minuta* eine gute Übereinstimmung im Auftreten der Larven im Plankton und der Postlarven im Benthos feststellen. Die Übereinstimmung manifestiert sich sowohl in zeitlicher Hinsicht (die Postlarven wurden im Benthos z.T. mit einer gewissen Verzögerung gegenüber den Larven registriert) als auch in quantitativer Hinsicht (ein Anstieg der Larvendichte führte zu einem Anstieg der Dichte der Postlarven). Die Übereinstimmung wird besonders auch darin deutlich, daß die bei den Arten *Abra alba*, *Spisula subtruncata*, *Montacuta ferruginosa*, *Ophiura albida* und *Magelona* spp. 1986 im Vergleich zum Vorjahr später auftretenden Maxima des Larvenvorkommens eine entsprechende Verzögerung im Anstieg der Dichten der Postlarven zur Folge hatten. Ein Vergleich der absoluten Abundanzen in dem Sinne, daß "x" Larven im Plankton

"f(x)" Postlarven im Benthos entsprechen, um so die Mortalität während der Larvalphase abschätzen zu können, ist schon aus den oben genannten Einschränkungen unmöglich. Eine generelle Übereinstimmung zwischen der Präsenz der Larven im Plankton und ihrer Ansiedlung am Boden stellten auch MUUS (1973,1981), CAMERON & RUMRILL (1982), BARKER & NICHOLS (1983), LUCKENBACH (1984) und WEBB (1984) fest. Auch diese Autoren stellten keine quantitativen Vergleiche der absoluten Dichten an.

Die Frage nach der Mortalität während der Larvalphase bedarf weiterer Untersuchungen. Während THORSON (1950) und MILEIKOVSKY (1971) annehmen, daß die Verluste der Nachkommenschaft zur Zeit der Larvalphase am größten sind, rechnet BHAUD (1979) mit einer Überlebensrate der Larven von *Lanice conchilega*, *Poecilochaetus serpens* und *Mesochaetopterus minutus* von etwa 70%. Auch BACHELET (1987) nimmt an, daß die größten Verluste der Nachkommenschaft beim Übergang zum Bodenleben bzw. in der postlarvalen Phase auftreten.

Standort und Design des Besiedlungsexperiments

Aufgrund wissenschaftlicher und logistischer Kriterien bot sich die FPN als Standort des Besiedlungsexperiments an. Ihre Lage am östlichen Rand des Elbe-Urstromtals in einen Gebiet, in dem Fronten registriert (BECKER & PRAHM-RODEWALD 1980) sowie Anfang der 80er Jahre großräumige Sauerstoffdefizite gemessen wurden (RACHOR & ALBRECHT 1983, DETHLEFSEN & v.WESTERNHAGEN 1983), versprach interessante Einblicke in die komplexen hydrographischen Strukturen und deren Einfluß auf die Besiedlung. Da die Plattform außerdem im Areal der "*Tellina-fabula*-Assoziation" liegt (SALZWEDEL et al. 1985), die im wesentlichen die großen Feinsandgebiete der Deutschen Bucht umfaßt, lassen sich die Ergebnisse - unter Berücksichtigung der topographischen und hydrographischen Besonderheiten - möglicherweise auf weite Teile der Deutschen Bucht übertragen.

Gegenüber der Alternative einer Verankerung des Substratgestells im freien Wasser gewährleistete die FPN eine kontrollierte Versuchsdurchführung bei Nutzung bereits vorhandener Logistik und bot außerdem Schutz vor Störungen des Experiments durch die Schifffahrt und Fischerei. Nachteilig könnte sich die FPN als Standort insofern ausgewirkt haben, als über dem Gründungskörper mit veränderten Strömungsprofilen und stärkerer Turbulenz zu rechnen ist (KASSLER et al. 1984). Das Gestell der Forschungsplattform ist zudem stark mit Hartsubstratbewohnern bewachsen (solcher Aufwuchs wird z.Z. von C.GARCIA (Alfred-Wegener Institut, Bremerhaven) in einem Besiedlungsexperiment an der FPN untersucht). Infolge der direkten Nähe zu den Beständen wurde möglicherweise auch der experimentelle Versuchsaufbau schneller von Larven oder älteren Driftstadien von Hartsubstratbewohnern besiedelt, als dies im freien Wasser geschehen wäre. Die Nachteile wiegen jedoch m.E. weniger schwer, da einerseits schon die Versuchsbehälter und das Substratgestell an sich ein Strömungshindernis darstellen und andererseits die Larven der Hartsubstratbewohner in der stark vom Küstenwasser beeinflussten Deutschen Bucht überall anzutreffen sind.

Insgesamt gesehen war das experimentelle Design geeignet für die Untersuchung der frühen Sukzessionsstadien der Makrozoobenthos-Assoziationen im Sublitoral der Deutschen Bucht. Im folgenden werden die durch das Experiment bedingten Artefakte diskutiert.

Die Methoden und Techniken bisher durchgeführter Besiedlungsexperimente mit künstlichen Weichbodensubstraten unterscheiden sich im wesentlichen in folgenden Punkten (DAUVIN 1984):

- Oberfläche (Größe) und Form der Substratbehälter
- Dauer der Exposition
- zur Extraktion der Fauna verwendete Maschenweite
- Abstand der Behälter vom Meeresboden
- Art des Sediments.

Die Oberflächengröße der Substrate, die Dauer der Exposition und die verwendete Maschenweite sind abhängig von der Fragestellung, die sich in der vorliegenden Untersuchung auf die frühen Stadien der Sukzession richtete.

Oberfläche und Form der Substratbehälter

Die sehr kleine Substratoberfläche von 20 cm^2 war wegen der nur geringen Erosion von Sediment gut geeignet. Die komplette Entnahme mehrerer kleiner oder besser mittelgroßer Behälter ist der Entnahme von Unterproben aus großen Behältern vorzuziehen, da die in den großen Behältern jeweils entstehenden freien Flächen neu besiedelt werden, so daß die Entwicklung der Gemeinschaft insgesamt gestört ist und sich ein Muster unterschiedlicher Sukzessionsstadien herausbildet (RUMOHR & ARNTZ 1982). Bei der Verwendung kleiner Behälter muß allerdings beachtet werden, daß Randeffekte z.B. durch die am Behälterrand siedelnden Hartsubstratbewohner stärker sind, und daß der eingeeengte "Aktionsradius" der Organismen eine gegenüber dem natürlichen Biotop vermutlich höhere Mortalität großer Individuen bedingt. Aussagen über die Mortalität können zumindest bei schnellwüchsigen Tieren mit Fehlern behaftet sein. Kleine Versuchsbehälter sind daher nur für die Untersuchung der frühen Sukzessionsstadien geeignet. Auch im natürlichen Biotop werden große Individuen von den verwendeten kleinen Probennehmern (20 und 40 cm^2) nicht quantitativ erfaßt, so daß das Wachstum möglicherweise unterschätzt und die Mortalität überschätzt werden kann. Zu einem geringen Anteil mögen sich ältere Tiere auch tiefer als 5 cm ins Sediment eingegraben haben, so daß sie den Probennahmen im Experiment und im natürlichen Biotop entgehen.

Die kleine Probennahmefläche ist auch insofern für die Bewertung der Ergebnisse relevant, als von vielen benthischen marinen Evertebraten eine räumliche Variabilität der Ansiedlung und Rekrutierung bekannt ist (u.a. THORSON 1950, CAMERON 1986). Sie beruht auf mehreren sich gegenseitig beeinflussenden Faktoren:

- a. der kleinräumigen Verteilung der Larven im Wasser (JACKSON 1986)

- b. der Substratselektion als Antwort auf verschiedene physikalische, chemische und biologische Faktoren, die die Ansiedlung stimulieren oder limitieren (u.a. HADFIELD 1986, PAWLIK 1988)
- c. biogenen Strukturen, die die hydrodynamischen Prozesse verändern (u.a. ECKMAN 1983, NOWELL & JUMARS 1984)
- d. einer beim Übergang zum Boden unterschiedlichen larvalen sowie postlarvalen Mortalität (CAMERON & SCHROETER 1980, LUCKENBACH 1984, 1987).

Die daraus resultierende Variabilität ist von Art zu Art unterschiedlich. Eine fleckenhafte Verteilung war z.B. bei den Postlarven von *Venus aff. striatula* besonders auffällig.

Dauer der Exposition und zur Extraktion der Fauna verwendete Maschenweite

Mit einer Maschenweite von 100 μm zur Extraktion der Fauna wurden die ersten postlarvalen Stadien von allen Arten erfaßt. BACHELET (1987) untersuchte bei 105 Muschel- und 81 Polychaetenarten die Größe zum Zeitpunkt der Ansiedlung. Die Mehrzahl der gerade angesiedelten Muscheln und Polychaeten hatten eine Schalenlänge bzw. einen Körperdurchmesser von 100 bis 500 μm .

Die monatlichen Intervalle der durchgeführten Probennahmen sind allerdings noch zu groß, um zwischen der tatsächlichen Ansiedlung und der frühen Mortalität der Postlarven zu differenzieren. HANNAN (1981), KEOUGH & DOWNES (1982) und LUCKENBACH (1984) weisen auf diese methodischen Schwierigkeiten hin. BACHELET (1985) empfiehlt Probennahmen in 14-tägigem Abstand sowie die Verwendung von 100 μm Maschenweite zur Untersuchung von Ansiedlung und Rekrutierung des Makrozoobenthos auf Weichböden.

Abstand der Behälter vom Meeresboden

Der Bodenabstand der Substratoberflächen von 5,5 m hatte zur Folge, daß die Besiedlung überwiegend durch pelagische Larven erfolgte. Allerdings wurde bei einigen Arten auch eine Ansiedlung verdrifteter Jungtierstadien festgestellt.

GUERIN & MASSE (1978), BHAUD et al. (1981) und DAUVIN (1984) fanden geringere Individuenzahlen auf experimentellen Substraten bzw. "Kollektoren" mit zunehmender Entfernung vom Meeresboden. Während GUERIN & MASSE dies darauf zurückführen, daß sich die siedlungsbereiten Larven nahe am Boden aufhalten, heben BHAUD et al. und DAUVIN die Bedeutung hydrodynamischer Prozesse für die passive Drift von an der Oberfläche lebenden Organismen hervor. RICHTER & SARNTHEIN (1977) exponierten Weichbodensubstrate in 11, 15 und 19 m Wassertiefe in der Kieler Bucht und fanden maximale Artenzahl und Äquität auf den Substraten in 19 m Tiefe. Sie führen dies auf die Lage der Pycnokline bei durchschnittlich 18 bis 22 m Tiefe zurück. RUMOHR (1980) stellte eher qualitative Unterschiede in der Entwicklung der Gemeinschaften auf bodennahen und bodenfernen Substraten in der Kieler Bucht fest. Er führt als mögliche Ursachen ein unterschiedliches Larven- und Nahrungsangebot, aber auch einen für Räuber erschwerten Zugang mit wachsender Entfernung vom Boden an.

In der vorliegenden Untersuchung wurden nur vereinzelt dekapode Krebse (Juvenile von *Crangon* spp. und *Macropipus* spp.) in den Behältern gefunden. Größere vagile Räuber wie z.B. Fische waren durch die Netzbespannung ausgeschlossen. Derartige Netze, wie sie bei einer Vielzahl von Käfigexperimenten mit Räuberein- und Räuberausschluß verwendet wurden, wirken sich auch auf die hydrodynamischen Verhältnisse am Boden aus (u.a. ARNTZ 1981, NOWELL & JUMARS 1984). Bei turbulenter Strömung ist nach NOWELL & JUMARS mit erhöhter Erosion in den Käfigen zu rechnen, während es bei gleichmäßiger und relativ schwacher Strömung zu einer verstärkten Sedimentation kommen kann. Entsprechendes gilt vermutlich für die hier verwendeten Substratbehälter mit ihrer Netzüberspannung. Einen größeren Effekt bei der Sedimentation haben wahrscheinlich die experimentellen Substratbehälter an sich, die, wie Sedimentfallen, neben

Sedimentpartikeln auch Organismen (Larven und Driftstadien) passiv anreichern können (DAUVIN 1984, HANNAN 1984).

Eine geringe Erosion der obersten Sedimentschicht (0,5-1 cm) in den Behältern war meist schon bei der auf die Exposition folgenden Probennahme zu erkennen. Das noch unbesiedelte Sediment erodierte wahrscheinlich leichter. Bei der Besiedlung von Sedimenten können biogene Effekte und/oder Änderungen der hydrodynamischen Prozesse am Boden entweder zur Stabilisierung oder zur Destabilisierung der Oberflächenschicht beitragen. Eine Stabilisierung durch den Bau von Röhren oder durch Schleimbindung des Sediments durch Bakterien, Mikro-, Meio- und Makrofauna stellten u.a. WEBB (1969), RIEMANN & SCHRAGE (1978), RHOADS et al. (1978) und LUCKENBACH (1986) fest. RHOADS (1974), ECKMAN et al. (1981) und JUMARS & NOWELL (1984) berichten von destabilisierenden Effekten durch starke Turbulenz bei einer nur geringen Röhrendichte und durch Aktivitäten der Organismen, die die Korngrößenzusammensetzung der Oberflächenschicht verändern oder direkt Sediment transportieren.

Außer der Erosion zu Versuchsbeginn wurde später auch eine Akkumulation von feinem Sedimentmaterial in den Behältern an der FPN festgestellt. Die durch den Versuchsaufbau modifizierte Hydrodynamik sowie die Entwicklung biogener Strukturen könnte im Verlauf der Exposition bei wechselnden Strömungsbedingungen sowohl eine passive Ablagerung als auch eine Resuspension von Sediment, Larven und Postlarven bewirkt haben.

Art des Sediments

Ein Zusammenhang zwischen der Sedimentverteilung und der Zusammensetzung der Makrofauna-Assoziationen wurde, ebenso wie in vielen anderen Meeresgebieten, für die Deutsche Bucht u.a. von HAGMEIER (1925), STRIPP (1969a) und SALZWEDEL et al. (1985) festgestellt. Der Sedimenttyp scheint entscheidend für die spätere Zusammensetzung der Benthos-Assoziation zu sein.

In früheren Besiedlungsexperimenten wurde meist Sediment vom benachbarten Meeresboden verwendet, dessen Fauna durch Gefrieren oder Trocknung abgetötet wurde (DAUVIN 1984). BRUNSWIG et al. (1976) stellten jedoch infolge des hohen organischen Anteils von sterilisiertem Sediment in der Kieler Bucht einen starken Verzögerungseffekt auf die sich ansiedelnde Fauna fest. Aufgrund der guten Erfahrungen mit Sand aus terrestrischen Abbaugruben als Versuchssubstrat im "Benthosgarten"-Experiment in der Kieler Bucht (SARNTHEIN & RICHTER 1974, RUMOHR 1980, ARNTZ & RUMOHR 1982, 1986) wurde solches Sediment auch in der vorliegenden Untersuchung verwendet. Da dieser Sand im Vergleich zum natürlichen Sediment einen geringeren Kohlenstoffanteil (Gesamtkohlenstoff einschließlich des organischen Kohlenstoffs) aufwies und die Korngrößenzusammensetzung und Sortierung etwas vom Sediment an den Vergleichsstationen abwich, ist nicht auszuschließen, daß einige Unterschiede in der Ansiedlung, dem Wachstum und der Mortalität der Organismen im Experiment und im natürlichen Biotop daraus resultieren. Die Übereinstimmung in der Besiedlung der experimentellen Substrate und der Station NE FPN (feinsandiges Sediment) war jedoch hinsichtlich der Artenzusammensetzung und des Wachstums der Organismen relativ gut. Im Gegensatz dazu ist die unterschiedliche Artenzusammensetzung an der Station EUT (schlickiger Feinsand) wohl vor allem auf die Sedimenteigenschaften zurückzuführen.

Weitere mögliche Artefakte

Bei vielen Besiedlungsexperimenten wurden die Substratbehälter von Tauchern exponiert und geborgen. In der vorliegenden Untersuchung bot die Plattform die Chance, in der von starker Gezeitenströmung beeinflussten Deutschen Bucht auf einen Tauchereinsatz zu verzichten. Das Heben der experimentellen Substrate bei der Probennahme aus dem Wasser führte nicht zu einer merklichen Erosion von Sediment und Postlarven, wie der Vergleich mit von Tauchern genommenen Behältern zeigt (s.Kap.E.4.3. sowie BOSSELMANN 1989a). Auch die Entwicklung der Gemeinschaft war anscheinend durch die Art der Probennahme nicht nachhaltig gestört; bei

vielen Arten wurde ein Wachstum der Individuen festgestellt. Bei den Probennahmen mit Bodengreifern im natürlichen Biotop muß berücksichtigt werden, daß ein Teil der an der Sedimentoberfläche lebenden Organismen (d.h. insbesondere Postlarven), beim Aufsetzen des Greifers und beim Hieven durch die Wassersäule leicht ausgespült werden können. Als Folge einer möglichen Erosion während der Probennahmen könnten die registrierten Individuenzahlen im Experiment und im natürlichen Biotop etwas unterschätzt worden sein.

Aufgrund des beschränkten Platzes war die Anordnung der Behälter auf dem Substratgestell sowie ihre Entnahme nicht zufallsverteilt, sondern folgte einem eher regelmäßigen Schema, wobei die Proben möglichst gleichmäßig auf den zur Verfügung stehenden Plätzen verteilt waren. So konnte bei einer Entnahme jeweils ein Replikat von einer außen und einer innen gelegenen Position entnommen werden. Nach HURLBERT (1984) kann ein vollständig zufallsverteiltes Probennahme-Schema bei Experimenten mit wenigen "experimentellen Einheiten" leicht zu einer räumlichen Gruppierung und Trennung der Einheiten führen, wohingegen ein systematisches Schema deren gleichmäßige "Vermischung" und Vergleichbarkeit gewährleistet.

Trotz einer sicherlich nicht ganz uneingeschränkten Übertragbarkeit der Ergebnisse aus dem Besiedlungsexperiment lassen sich aus der Ansiedlung und Sukzession auf den experimentellen Substraten eine Reihe von Vorgängen bei der Neu- und Wiederbesiedlung von natürlichen Sedimenten im Sublitoral der Deutschen Bucht herausarbeiten, die m.E. grundsätzlicher Natur sind. Auf sie wird in den folgenden Kapiteln eingegangen.

2. Ökologische Aspekte der Larvalphase, Ansiedlung und Rekrutierung der untersuchten Arten

Die Mehrzahl der marinen Evertebraten gemäßiger Breiten hat planktische Larvenstadien (THORSON 1946, MILEIKOVSKY 1971). Das Schema (Abb.42) faßt die heutigen Kenntnisse und Vorstellungen über die indirekte Entwicklung makrobenthischer Tiere - vom Ei über ein oft

planktisches Larvenstadium zum adulten Tier - zusammen und stellt die wesentlichen Änderungen in den Verhaltens- und Lebensweisen der einzelnen Entwicklungsstadien beim Übergang vom Pelagial zum Benthos dar. Im folgenden werden diese Entwicklung sowie die sich aus der vorliegenden Untersuchung ergebenden neuen Aspekte beispielhaft anhand der Ergebnisse diskutiert.

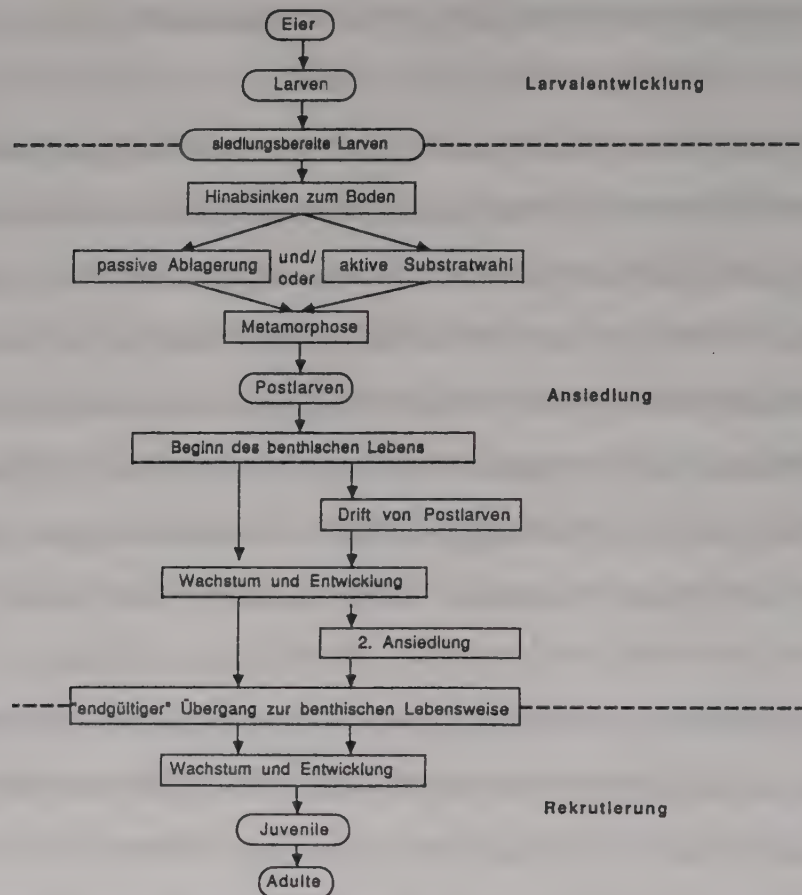


Abb. 42. Schema der indirekten Entwicklung makrobenthischer Tiere über ein meist planktisches Larvenstadium.

Verfrachtung von Larven

Eier- und Larvenstadien von Tieren, die eine lange, planktotrophe Entwicklung im Pelagial durchmachen, sind einem besonders starken Feinddruck ausgesetzt. Dennoch ist die Entwicklung über ein planktotrophes Larvenstadium im allgemeinen günstig, da einerseits die Primärproduktion im Pelagial als Nahrungsressource zur Verfügung steht und andererseits die

Verbreitungsmöglichkeiten der Larven günstig sind, so daß neue Gebiete besiedelt und adulte Bestände durch Larvendrift aus entfernten Gebieten aufrechterhalten oder erneuert werden können.

In der vorliegenden Untersuchung fiel auf, daß diejenigen Arten, die bevorzugt die experimentellen Substrate besiedelten, mit Ausnahme von *Abra alba*, *Pholoe minuta* und *Scoloplos armiger* in der Regel keine Adult-Bestände in den Feinsandgebieten der Deutschen Bucht aufweisen. Die Larven sind anscheinend aus anderen Gebieten bis in das Seegebiet der FPN verfrachtet worden, wie aus den Beständen der "*Nucula-nitidosa*-Assoziation" in der inneren Deutschen Bucht, der "*Amphiura-filiformis*-Assoziation" im Bereich des Elbe-Urstromtals, aus dem Eulitoral oder aus der zentralen Nordsee. Die Larven könnten mit dem nach Norden gerichteten Reststrom innerhalb von etwa 2 Wochen aus der südlichen Deutschen Bucht bis in das Seegebiet der FPN transportiert werden. Nimmt man eine mittlere Reststromgeschwindigkeit von 4 bis 10 cm/s an (BACKHAUS 1980), so könnten die Larven in diesem Zeitraum etwa 50 bis 120 km zurücklegen. Nach PALMER & STRATHMANN (1981) ist mit einer Verdriftung planktotropher Larven über eine Entfernung von ca. 50 km während ihres pelagischen Lebens ohne weiteres zu rechnen. Es ist somit zu vermuten, daß viele Bodentierpopulationen in der Deutschen Bucht nicht durch eigene Larven rekrutiert werden. Allerdings ist aus Ästuaren bekannt, daß Larven ihre vertikale Position in der Wassersäule verändern können und bei Nutzung der gegenläufigen oberflächennahen Ebb- und bodennahen Flutströme einer Verdriftung aus einem für ihr Überleben und ihre Ansiedlung geeigneten Lebensraum entgegenwirken können (u.a. SELIGER et al. 1982, CRONIN & FORWARD 1986).

Metamorphose im freien Wasser

Von mehreren Seeigel- und Schlangensterne-Larven ist bekannt, daß sie irreversible postlarvale Merkmale im freien Wasser ausbilden, noch bevor die Larven Kontakt zum Sediment haben (MORTENSEN 1927, THORSON 1966, WEBB 1984, FENAUX & PEDROTTI 1988). FENAUX & PEDROTTI nehmen an, daß ihnen dabei möglicherweise Konglomerate aus Algen oder

organischem Detritus in der Wassersäule als Substrate dienen, die mit Bakterien besetzt sind, welche das Einsetzen der Metamorphose stimulieren.

Auch in der Deutschen Bucht beginnt die Metamorphose vieler Larven von *Echinocardium cordatum* und vor allem von *Ophiura albida* bereits in der Wassersäule, denn viele Metamorphose- und postlarvale Stadien wurden im Plankton gefunden. Dies erscheint insofern merkwürdig, als die siedlungsbereiten Larven dieser an keinen Sedimenttyp eng gebundenen Echinodermen nahezu überall in der Deutschen Bucht geeignete Substrate während ihrer pelagischen Larvalphase antreffen müßten. Möglicherweise zeigt sich hier eine Anpassung der Pluteuslarven an die hydrographischen Verhältnisse. Sie kommen in einer Jahreszeit mit in der Regel vertikal geschichtetem Wasser vor. Pluteuslarven weisen kaum Eigenbewegung auf, so daß sie gerade in geschichtetem Wasser an Wasserkörper gebunden sind (BANSE 1956). Da sich die frühen Larvenstadien meist im Oberflächenwasser aufhalten und dort heranwachsen, werden sie, wenn sie sich zu siedlungsbereiten Larven entwickelt haben, möglicherweise durch die Sprungschicht vom Boden ferngehalten. Sofern sie sich sogar an der Pycnokline oder an Fronten anreichern, ist die Wahrscheinlichkeit der Kontaktaufnahme mit Metamorphose-stimulierenden (Bakterien-besetzten) Oberflächen größer, da sich Phytoplankton und Detritus dort ebenfalls anreichert (HESSE 1988). KRAUSE et al. (1986) registrierten eine Akkumulation von Echinodermenlarven im Oberflächenwasser an einer thermohalinen Front in der Deutschen Bucht. Die postlarvalen Stadien können vermutlich durch das höhere Gewicht der Schale leichter zum Boden absinken. Außerdem ist eine Metamorphose am "rauen Boden" für so empfindliche zarte Plankter wahrscheinlich nur schwer möglich. Da sich die Postlarven auch von suspendiertem und gelöstem organischem Material ernähren können (STRATHMANN 1971), ist andererseits eine Verlängerung der planktischen Phase selbst dann noch möglich, wenn die Phytoplanktonkonzentrationen gering werden.

Daß die Metamorphose im freien Wasser den Bestand an Rekruten insgesamt entscheidend dezimiert, erscheint angesichts der enorm hohen Individuenzahlen der Postlarven von *E. cordatum* und *Ophiura* sp. im Benthos unwahrscheinlich. Bei den an der Substratoberfläche

lebenden Schlangensterne kann es sich z.T. allerdings auch um Postlarven oder Juvenile handeln, die nach der ersten Ansiedlung erneut im Pelagial verdriften. HEIBER (1988) fand häufig juvenile Ophiuroiden in der Driftfauna einer großen Wattstromrinne in der südlichen Deutschen Bucht.

Aktive Substratwahl und/oder passive Ablagerung der Larven?

Die Frage nach den Metamorphose-stimulierenden Oberflächen im freien Wasser leitet über zu einem in der Literatur ausführlich diskutierten Themenkomplex: den Übergang vom pelagischen zum benthischen Biotop. Es handelt sich um die Prozesse, die das Auffinden eines geeigneten Substrats steuern, d.h. die Frage, inwieweit aktive Substratwahl oder passive Ablagerung (im Englischen: " deposition") der Larven zu der Ansiedlung beitragen (s. BUTMAN 1987). Laborversuche zur Substratselektion (u.a. WILSON 1953, 1968) spiegeln die Verhältnisse im natürlichen Lebensraum nur sehr unvollständig wider, da sie auf extrem kleinen Skalen (die Abstände der angebotenen Substrate waren nur wenige Zentimeter) und mit Ausnahme der Untersuchung von CUOMO (1985) bei Stillwasser durchgeführt wurden. In der neueren Literatur wird hydrodynamischen Prozessen bei der Ansiedlung von Larven eine zunehmende Bedeutung zugeschrieben (u.a. ECKMAN 1983, HANNAN 1984, BUTMAN 1986,1987). Die Hypothese der "passiven Ablagerung" besagt, daß planktische, siedlungsbereite Larven erstmals dort am Meeresboden auftreten, wo passiv sinkende Partikel mit ähnlichen Sinkgeschwindigkeiten sedimentieren (HANNAN 1984). Die Hypothese beschreibt nur den ersten Kontakt zum Sediment. Sie besagt nicht, daß sich die Organismen an diesen Orten anreichern müssen, da biologische und physikalische Prozesse sehr bald zu einer weiteren Verbreitung der Organismen führen können.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung erbrachten nur indirekte Hinweise auf steuernde Prozesse bei der Ansiedlung. Natürlich kann der tatsächliche Zeitpunkt der Kontaktaufnahme zum Sediment mit den Benthosprobenahmen nicht erfaßt werden. Die gefundenen Postlarven waren somit bereits einer gewissen Mortalität oder Verbreitung durch Drift unterworfen. Die Ähnlichkeit der Fauna im Meroplankton und im Benthos (Postlarven und Juvenile) sowie die vermutliche

Anreicherung von Postlarven aufgrund der Sedimentfallenwirkung der Behälter werden als indirekte Hinweise auf vornehmlich passive Prozesse bei der Ansiedlung der Larven angesehen. Allerdings könnten die im Vergleich zum natürlichen Biotop höheren Gesamtindividuen- und Artenzahlen außer auf passiver Akkumulation auf einer höheren Überlebensrate der Postlarven infolge fehlender Konkurrenz mit einer etablierten Fauna, fehlendem Wegfraß durch Adulte oder besseren Nahrungsbedingungen, zumindest für Detritusfresser, in den Substratbehältern beruhen. Das Fehlen der Postlarven von *Magelona* spp., *Chaetozone setosa* und *Spiophanes bombyx* auf den experimentellen Substraten mag ein indirekter Hinweis auf eine aktive Substratwahl der Larven sein, da sich diese Polychaeten im natürlichen Biotop z.T. zahlreich angesiedelt haben.

Wahrscheinlich spielen sowohl passive Ablagerung als auch aktive Substratwahl bei der Ansiedlung der Larven eine Rolle. Zu diesem Schluß kommt auch BUTMAN (1987) in ihrer Zusammenfassung der Literatur zum Thema. Sie nimmt an, daß der Einfluß beider Prozesse variabel ist für unterschiedliche Raum- und Zeitskalen, unterschiedliche Arten (abhängig von ihrer Sinkgeschwindigkeit und ihrem Schwimmvermögen), unterschiedliche Strömungsbedingungen und schließlich abhängig davon, wie lange sich die Larven bereits im Plankton aufhalten.

Drift von Postlarven/Juvenilen

Wie bereits mehrfach angedeutet wurde, ist eine Differenzierung zwischen der Ansiedlung und Rekrutierung in situ methodisch nahezu unmöglich. Die in den Benthosuntersuchungen dieser Arbeit angetroffenen Organismen waren postlarvale, juvenile bis adulte Stadien, die in dem Schema zur indirekten Entwicklung makrobenthischer Tiere (s.Abb.42) irgendwo zwischen dem "Beginn des benthischen Lebens" und dem Erreichen des Adult-Stadiums einzuordnen sind. Eine Differenzierung postlarvaler und juveniler Stadien war aufgrund des großen Artenspektrums im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich. Nach CHIA (1974) haben Juvenile bereits die Lebensweisen der Adulten angenommen, während Postlarven infolge ihrer Größe und

Anpassung an den Lebensraum der (temporären) Meiofauna meist eine spezielle funktionelle Morphologie, Ökologie und ein spezifisches Verhalten entwickelt haben.

Anhand der Größe der Organismen, die sich auf den experimentellen Substraten der Serie "Potential" niederließen, waren Aussagen über eine Drift von Postlarven und/oder Juvenilen möglich. Für die Muscheln *Venus* aff. *striatula* und *Nucula* aff. *nitidosa* ist eine Drift von Postlarven anzunehmen, die nach der Ansiedlung kaum gewachsen sind. Größere, juvenile Driftstadien wurden bei den Arten *Abra alba*, *Mya truncata*, *Tellina fabula*, *Mediomastus* aff. *fragilis*, *Pholoe minuta*, *Pectinaria koreni*, *Scoloplos armiger* und *Ophiura* sp. festgestellt. Bereits SIGURDSON et al. (1976) berichten aus Labor- und Freilanduntersuchungen von der Verdriftung ("byssus-drifting") postlarvaler Muscheln bis zu einer Schalenlänge von 2,5 mm. Auch BUTMAN (1987) zitiert eine Reihe von Autoren, die benthische postlarvale oder adulte Stadien von Polychaeten, Mollusken und Meiofauna-Arten in der Wassersäule beobachteten. Aus dem Wattenmeer und dem Übergangsbereich zwischen Wattenmeer und offener See sind Wanderungen und Drift des Makrozoobenthos u.a. von BAGGERMAN (1953) und HEIBER (1988) beschrieben worden.

Im Sublitoral der Deutschen Bucht ist die Drift von Postlarven oder Juvenilen bei den am Boden in der Regel weitaus geringeren Strömungsgeschwindigkeiten allerdings weniger bedeutsam. Die Verbreitung der Arten und die Rekrutierung der Populationen findet, wie die vorliegende Untersuchung gezeigt hat, im wesentlichen über planktische Larven statt. Eine Drift kann hier möglicherweise dazu dienen, kleinräumige Dichteunterschiede der Postlarven auszugleichen (z.B. bei sehr dichter Ansiedlung). RACHOR (1975) nimmt dies für die Drift juveniler Stadien von *Nucula nitidosa* in einem Schlickgebiet der Deutschen Bucht an. Natürlich sorgt eine Drift bei Arten mit direkter Entwicklung (z.B. *Scoloplos armiger*) für gewisse Verbreitungsmöglichkeiten.

Wachstum und Entwicklung der Postlarven

Für die einzelnen Arten wurden erhebliche Unterschiede im Wachstum der Postlarven festgestellt. Die Arten, die die experimentellen Substrate bevorzugt besiedelten, wuchsen sehr schnell heran,

wie *Abra alba*, *Mya truncata*, *Pholoe minuta*, *Pectinaria koreni*, *Scoloplos armiger*, *Mediomastus* aff. *fragilis* und *Polydora pulchra*. Im Verlauf des Experiments kam es bei *P. pulchra* schon nach kurzer Zeit zur Eiablage, bei *S. armiger* war eine Gonadenreife bei den späteren Stadien erkennbar, und bei *A. alba*, *P. minuta* und *M. aff. fragilis* ist aufgrund der Körpergröße anzunehmen, daß sie die Geschlechtsreife noch vor dem ersten Winter erlangten und im darauffolgenden Frühsommer abgelaicht hätten. Die genannten Arten konnten sich somit im Verlauf der frühen Sukzession auf den experimentellen Substraten erfolgreich ansiedeln. Dabei war es vermutlich für die Arten von Vorteil, daß sie sich (mit Ausnahme von *P. pulchra*) im Frühsommer ansiedelten, so daß sie bei anfangs noch relativ geringer Konkurrenz eine lange Wachstumsperiode mit hohen Temperaturen im Sommer nutzen konnten. Eine frühe Ansiedlung begünstigt das Wachstum der Postlarven.

Im Gegensatz dazu zeigten die Arten, die im Experiment und im natürlichen Biotop in vergleichbaren Dichten auftraten, ein moderates Wachstum nach der Ansiedlung. Es ist anzunehmen, daß nur wenige dieser Postlarven das Juvenilen- oder gar das Adult-Stadium erreicht hätten. Sofern sie nicht innerhalb weniger Wochen nach der Ansiedlung nahezu vollständig dezimiert wurden, wie *Tellina fabula* und *Echinocardium cordatum*, war ihr Wachstum in den Sommer- und Herbstmonaten nur gering und stagnierte im Winter (*Venus* aff. *striatula*, *Nucula* aff. *nitidosa*, *Spisula subtruncata*, *Montacuta ferruginosa* und *Ophiura* sp.). *V. aff. striatula*, *N. aff. nitidosa* und *S. subtruncata* siedelten sich im Experiment zwar auch zu Beginn der Sukzession an, ihr nur geringes Wachstum in den Sommermonaten weist aber darauf hin, daß diese Arten aufgrund ihrer Lebensgeschichte den "freien" Lebensraum auf den experimentellen Substraten nicht so effizient nutzen konnten, wie die o.g. Arten. Das geringe Wachstum von *T. fabula*, *M. ferruginosa*, *E. cordatum* und *Ophiura* sp., die sich etwas später (im Juni/Juli) ansiedelten, mag außer in einem geringeren Wachstumspotential in einer stärkeren intra- und interspezifischen Konkurrenz mit anderen Postlarven zu dieser Zeit begründet sein.

Eine Ansiedlung von Postlarven im Winter, wie für die Arten *V. aff. striatula*, *N. aff. nitidosa*, *S. subtruncata* und *Ophiura* sp. festgestellt, könnte trotz stagnierenden Wachstums und der Mortalität durch Feinde und niedrige Temperaturen deshalb günstig für diese Arten sein, weil sie

zu dieser Jahreszeit nur mit wenigen anderen Postlarven konkurrieren müssen. Außerdem sind bei den niedrigen Temperaturen die Stoffwechselraten und damit die Nahrungsaufnahme der adulten Tiere reduziert, so daß die siedlungsbereiten Larven und die Postlarven einem vermutlich geringeren Feinddruck durch die Adulten ausgesetzt sind als in der wärmeren Jahreszeit. Möglicherweise ist die Mortalität der Postlarven im Winter infolge der fehlenden Konkurrenz anderer Postlarven und der verminderten Aktivität der Adulten geringer als bisher angenommen. Die Postlarven hätten dann in der folgenden Wachstumsperiode einen Entwicklungsvorsprung gegenüber den im Frühjahr und Frühsommer ansiedelnden Larven und könnten so neue Nahrungsressourcen, wie sedimentierende Reste von Phytoplanktonblüten, effizienter nutzen. Anhand der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung kann diese Annahme allerdings nicht geprüft werden, da das Wachstum der im Winter 1985/86 angesiedelten Postlarven aufgrund der oft zu geringen Individuenzahlen im natürlichen Biotop nicht verfolgt werden konnte. Auch die Mortalität war wegen einer möglichen Drift postlarvaler Stadien oft nicht zu bestimmen. Zur Klärung dieser Fragen sind gezieltere Untersuchungen insbesondere im Winter und Frühjahr notwendig.

Das frühe Wachstum der Postlarven stimmt mit Literaturangaben aus der Deutschen Bucht und aus anderen Meeresgebieten, wie u.a. der Kieler Bucht, der Bucht von Arcachon und der schottischen Küste, für die meisten der untersuchten Arten überein. Nur MUUS (1973), die die Ansiedlung und das frühe Wachstum von Muscheln im Öresund untersuchte, stellte für die in der vorliegenden Arbeit behandelten Arten mit Ausnahme von *V. aff. striatula* ein deutlich langsames Wachstum in den ersten Monaten nach der Ansiedlung fest. Schon RACHOR & SALZWEDEL (1976) und SALZWEDEL (1979) weisen darauf hin, daß die von MUUS im Öresund untersuchten Muschelarten in der Deutschen Bucht anscheinend schneller wachsen. SALZWEDEL (1979) nimmt an, daß MUUS das Wachstum der Muscheln möglicherweise unterschätzt hat, da ihr Probennahmegerät ("mouse-trap") nur etwa 2 cm in den Boden eindrang und somit schnell wachsende Individuen, die sich bereits tiefer im Sediment vergraben hatten, nicht erfaßt wurden. Als weiteren Grund für das geringere Wachstum im Öresund führt SALZWEDEL (1979) zeitweilig stark erniedrigte Salzgehalte (bis zu 20 ‰) an. Auch die im Sommer geringeren Wassertemperaturen im Öresund (Maxima bei etwa 12 °C) im Vergleich zu Maximal-Temperaturen

von etwa 16 °C im Seegebiet der FPN in der Deutschen Bucht sind vermutlich für das langsamere Wachstum der Arten im Öresund verantwortlich (s.KÜNITZER 1989, im Druck).

Mortalität der Postlarven

Die hohe Mortalität, der die Postlarven nach der Ansiedlung unterliegen, verdeutlicht, welche enorme Nahrungsressource diese "temporäre" Meiofauna für die höheren Glieder des benthischen Nahrungsgefüges bereitstellt (CATTANEO & MASSE 1983, BACHELET 1987). Die Mortalität der Postlarven konnte auf den experimentellen Substraten am besten verfolgt werden, da einzelne Brutfälle deutlicher hervortraten als im natürlichen Biotop. Da eine adulte Fauna auf den experimentellen Substraten fehlte und pelagische Räuber durch die Netzaufdeckung ausgeschlossen waren, sind als Ursachen der frühen Mortalität im Experiment wohl im wesentlichen intra- und interspezifische Interaktionen zwischen postlarvalen und/oder juvenilen Stadien anzunehmen, die sich vermutlich vor allem in Konkurrenz um Raum und Nahrung äußert. Allerdings könnten auch schnell heranwachsende Besiedler (Detritusfresser oder Carnivore) zur Mortalität von sich später ansiedelnden Postlarven beigetragen haben. Ein gewisser Anteil der Postlarven kann durch Drift von den Substraten verschwunden sein, und auch experimentelle Artefakte mögen zu einer erhöhten Mortalität geführt haben (s.Kap.F.1.). Die monatlichen Mortalitätsraten in den ersten 2 bis 3 Monaten nach der Ansiedlung auf den experimentellen Substraten konnten für die Arten *M. truncata*, *T. fabula*, *P. minuta*, *P. koreni*, *M. aff. fragilis* und *S. armiger* bestimmt werden. Sie waren meist deutlich größer als 60%, variierten allerdings stark nach Art und Monat nach der Ansiedlung (zwischen 4 und 97%). Diese Zahlen belegen, daß die Mortalität der frühen Postlarven selbst ohne Wegfraß durch die adulte Fauna hoch ist.

In der Literatur ist über die Mortalitätsraten der frühen Postlarven nur wenig bekannt. MUUS (1973) gibt an, daß der Verlust der Postlarven in den ersten Monaten nach der Ansiedlung im Öresund sehr groß ist, unabhängig davon, ob sich die Larven auf einem geeigneten oder ungeeigneten Substrat niederließen. BACHELET (1987) bestimmte die Mortalität früher Postlarven in einem Ästuar an der französischen Atlantikküste. Er gibt für einige Polychaeten- und Muschelarten

Mortalitätsraten von weniger als 80 bis zu 99% nach 2 bis 3 Monaten benthischen Lebens an. WEBB (1984) berichtet, daß die Dichte eines Brutfalls von *Abra alba* an der britischen Küste nach einem Monat auf 10% reduziert war. Im Vergleich zu diesen Literaturangaben sind die auf den experimentellen Substraten bei fehlender Adult-Fauna festgestellten frühen Mortalitätsraten durchaus beträchtlich. Man muß daher annehmen, daß neben adult-larvalen Interaktionen auch die intra- und interspezifischen Interaktionen zwischen den Postlarven und/oder Juvenilen zu der frühen Mortalität beitragen.

Die Anzahl der sich ansiedelnden Larven hat nach MUUS (1973) wenig Einfluß auf den Erfolg eines Brutfalls (wobei sie den Erfolg an der im folgenden oder späteren Jahren verbleibenden Anzahl von Individuen dieser Kohorte mißt). Sie registrierte die erfolgreichste Rekrutierung von *Tellina fabula*, *Abra alba* und *Abra nitida* im Öresund nach Brutfällen mit nur moderaten Dichten der Postlarven. Im Gegensatz dazu waren die dichtesten Brutfälle meist schon innerhalb von drei Monaten ausgelöscht. Dies bestätigen auch WEBB (1984) nach Untersuchungen an der britischen Küste sowie die vorliegende Untersuchung in der Deutschen Bucht. Die in maximalen Dichten siedelnden Postlarven von *Tellina fabula* und *Echinocardium cordatum* waren innerhalb von 2 bis 3 Monaten nahezu vollständig dezimiert. Geht man davon aus, daß Interaktionen zwischen den Adulten und Larven oder Postlarven die primäre Ursache der Mortalität beim Übergang zum Bodenleben sind, so würde man eher das Gegenteil erwarten, da bei einer größeren Dichte an Larven und Postlarven auch mehr Tiere den Feinddruck der Adulten überleben müßten. Bei einer sehr dichten Ansiedlung sind die Wachstumsbedingungen nach der Ansiedlung aufgrund starker intraspezifischer Konkurrenz schlecht. Wenn das Wachstum stagniert, können sich die kleinen postlarvalen Stadien nicht durch Eingraben in tiefere Sedimentschichten dem Feinddruck der Adulten entziehen. Sie können außerdem leicht durch Sedimentverfrachtung von einem im Grunde geeigneten Substrat verdriftet werden, und wenn sie bis zum folgenden Winter nicht genügend Reservestoffe aufbauen können, ist die Wahrscheinlichkeit zu überleben vermutlich gering.

Opportunisten

Opportunisten sind charakteristisch für die frühen Sukzessionsstadien einer Gemeinschaft (GRASSLE & GRASSLE 1974). Sie können neue Biotope schnell besiedeln, sich unter Ausnutzung der vorhandenen Ressourcen rasch reproduzieren und sterben bald ab, wenn die Umweltbedingungen für ihre Ansprüche schlechter werden. Opportunisten sind r- Strategen, deren Lebensgeschichte sich u.a. durch frühes Erreichen der Geschlechtsreife und eine große Anzahl an Nachkommen charakterisieren läßt (GRASSLE & GRASSLE 1974).

Einige Arten, die bevorzugt die experimentellen Substrate in der vorliegenden Untersuchung besiedelt haben, können aufgrund ihrer dichten Ansiedlung und ihres schnellen Wachstums (z.T. bis zum Erreichen der Geschlechtsreife im Verlauf des Experiments) als opportunistisch bezeichnet werden: *Polydora pulchra*, *Scoloplos armiger*, *Abra alba*, *Pholoe minuta* und *Mediomastus* aff. *fragilis*. PEARSON (1975, zitiert bei PEARSON & ROSENBERG 1978) und DIAZ-CASTANEDA (1989, im Druck) beschreiben die Art *S. armiger* als Opportunisten während der frühen Sukzession, und RUMOHR (1980), ARNTZ & RUMOHR (1982) und WEBB (1984) berichten von *A. alba* als Pionier bei der Besiedlung von experimentellen Substraten.

3. Saisonale und annuelle Variabilität des Besiedlungspotentials

Das Besiedlungspotential zeigt einen ausgeprägten Jahresgang mit Maxima der sich ansiedelnden Individuen und Arten in den Sommermonaten. Es wird im wesentlichen vom Larvenangebot bestimmt. Der Zusammenhang zwischen dem Meroplankton und dem Besiedlungspotential wird sowohl bei der Betrachtung einzelner Arten als auch beim Vergleich der Larven- und Juvenilen-Assoziationen deutlich.

Mit den multivariaten Verfahren ließen sich bei der saisonalen Entwicklung des Meroplankton und des Besiedlungspotentials drei annähernd zeitgleiche Phasen in beiden Untersuchungsjahren

unterscheiden. Die jeweiligen Phasen wiesen ähnliche quantitative und qualitative Strukturen im Plankton und Benthos auf. Die Ordination (auf der 1. Achse) der Proben der Serie "Potential" ist im Spearmanschen Rang-Korrelationstest signifikant korreliert mit der Ordination (auf der 1. Achse) der Meroplankton-Proben ($r=-0,614$; $\alpha<0.001$). Da die Ordination der Proben eine Veränderung der Assoziationen über die Zeit widerspiegelt, bedeutet diese Korrelation, daß die saisonale Entwicklung des Besiedlungspotentials mit der saisonalen Entwicklung des Meroplankton einhergeht. Der Korrelationskoeffizient (r) ist etwas höher, wenn man das Besiedlungspotential im Benthos mit dem Meroplankton im jeweils vorhergehenden Monat korreliert ($r=-0,629$; $\alpha<0,001$). Die Zeitverschiebung erklärt sich daraus, daß die pelagische Phase der meisten makrobenthischen Larven etwa 2 bis 3 Wochen andauert (u.a. THORSON 1946).

Das Besiedlungspotential ist ebenso wie die Meroplanktonentwicklung mit dem Jahresgang der Temperatur signifikant korreliert ($r=0,505$; $\alpha<0,01$). Die Temperatur spiegelt zum einen den Jahresgang allgemein wider und wirkt sich wahrscheinlich hauptsächlich über die Beeinflussung des zeitlichen Auftretens des Larvenplankton auf das Besiedlungspotential aus (s.Kap.E.3.6.). Allerdings kann auch eine bei erhöhten Temperaturen gesteigerte mikrobielle Aktivität dazu beitragen, daß die experimentellen Substrate im Sommer schneller von Mikroorganismen besiedelt werden und rasch ein attraktives und nahrungsreiches Substrat für makrobenthische Besiedler darstellen. SCHELTEMA (1974) zitiert einige Autoren, die festgestellt haben, daß Populationen von Mikroorganismen auf Sedimentpartikeln ein attraktiver Faktor bei der Ansiedlung der Larven sein können. GRAY (1967) wies nach, daß bestimmte Bakterienstämme die Metamorphose besser auslösen als andere.

Die Primärproduktion (bzw. die Sedimentation von Phytoplanktonresten) beeinflusst die Reproduktion der Adulten (s.Kap.E.3.6.) und stellt die Hauptnahrungsressource für die planktotrophen Larven dar. Die Primärproduktion wirkt, wie die Temperatur, indirekt auf das Besiedlungspotential ein. Ein direkter Effekt der Primärproduktion auf das Besiedlungspotential liegt vermutlich darin, daß sedimentierende Reste von Phytoplanktonblüten in den Frühjahrs- und Sommermonaten eine größere Nahrungsressource für die Postlarven darstellen, so daß mehr

Individuen und/oder Arten sich ansiedeln bzw. überleben können, bis andere Faktoren wie Konkurrenz um Raum oder interspezifische Interaktionen limitierend wirken.

Saisonale Schwankungen des Salzgehalts im Bodenwasser sind zu gering (s. RADACH & BOEHLE-CARBONELL 1988, BUDEUS 1989), um an der FPN die jahreszeitlichen Variationen des Besiedlungspotentials zu bestimmen. Allerdings hatten kurzzeitige Ereignisse, wie Frontendurchgänge, enorme Salzgehaltsschwankungen zur Folge. Nach diesen Ereignissen war jedoch weder ein geringeres Besiedlungspotential als Folge einer hohen Mortalität der Postlarven noch eine verstärkte Ansiedlung von "fremden", d.h. aus den Küstenbereichen oder aus der zentralen Nordsee stammenden, Arten auffällig.

Das geringe Besiedlungspotential im Juni und August 1985 und im August und September 1986 bei gleichzeitig hoher Larvendichte läßt sich nicht auf besondere hydrographische Ereignisse und damit verbundene extreme Schwankungen der abiotischen Faktoren Temperatur, Salzgehalt und gelöster Sauerstoff zurückführen. Anscheinend wurde die Ansiedlung der Larven bzw. das Überleben der Postlarven weder durch die besonders 1986 erniedrigten Sauerstoffgehalte im Bodenwasser noch durch die Vorstöße von Nordsee- und Küstenwasser und die damit verbundenen Salzgehaltsschwankungen beeinträchtigt. Im Spätsommer beider Jahre kann stürmisches Wetter nach dem Aufbrechen der Schichtung zu einer verstärkten Resuspension von Sediment und an der Oberfläche lebender Fauna geführt haben, wovon insbesondere die frühen, nahe der Sediment-Oberfläche lebenden Postlarven in der Probenserie "Potential" betroffen waren.

Bei der Betrachtung einzelner Arten spiegelt die annuelle Variabilität des Besiedlungspotentials entsprechende Variationen im Larvenvorkommen und somit vermutlich auch im Reproduktionsverhalten der Adulten zwischen den Untersuchungsjahren wider. So siedelten sich *Pholoe minuta*, *Mediomastus* aff. *fragilis* und *Scoloplos armiger* 1986 in größeren Dichten an, während *Tellina fabula* und *Venus* aff. *striatula* 1985 etwas häufiger mit Postlarven auftraten. Außer den quantitativen Unterschieden werden Differenzen im saisonalen Vorkommen der Larven und

Postlarven bei den Arten *Abra alba*, *Spisula subtruncata*, *Montacuta ferruginosa*, *Ophiura* sp. und *Magelona* spp. deutlich, die 1986 später als 1985 auftraten. Die Arten *Mya truncata*, *Pectinaria koreni*, *Nucula* aff. *nitidosa* und *Echinocardium cordatum* zeigten sowohl hinsichtlich der absoluten Dichten als auch im zeitlichen Auftreten Übereinstimmung zwischen beiden Untersuchungsjahren. Sicher lassen diese Variationen in nur zwei Untersuchungsjahren keine bindenden Schlüsse auf "regelmäßig" auftretende Muster oder gar Zyklen im Reproduktions- und Ansiedlungsverhalten der Arten zu. Die Ergebnisse zeigen jedoch, welche Arten - neben möglichen internen Rhythmen - anscheinend stärker von variablen externen Umweltfaktoren (u.a. Temperatur und Nahrungsangebot) in ihrer Reproduktion und/oder Ansiedlung beeinflusst wurden.

Den annuellen Variationen liegen auch Unterschiede im saisonalen Vorkommen der Larven und Postlarven der einzelnen Arten zugrunde. Eine nur kurze Laich- und Ansiedlungsperiode im Frühjahr (wenige Wochen) wiesen *P. minuta*, *M. aff. fragilis* und *S. armiger* auf, deren Larven und Postlarven abhängig von den jeweils herrschenden Umweltbedingungen wachsen oder zugrunde gehen können. Im Gegensatz dazu haben Arten wie *A. alba* und *S. subtruncata* eine nahezu über das ganze Jahr ausgedehnte Laich- und Ansiedlungsperiode, so daß Larven und Postlarven, die durch kurzfristig ungünstige Umweltbedingungen dezimiert werden, durch späteres Abbläichen ersetzt werden können. Die Mehrzahl der untersuchten Arten hat begrenzte Laich- und Ansiedlungsperioden, die wenige Wochen bis wenige Monate andauern und sich vor allem auf den Zeitraum Frühjahr bis Herbst erstrecken. In dieser Zeit haben die Nachkommen große Chancen, gute Ernährungs- und Wachstumsbedingungen anzutreffen.

4. Sukzession auf den experimentellen Substraten; Vergleich zur Ansiedlung im natürlichen Biotop

Die Gemeinschaftsentwicklung ließ sich anhand der verschiedenen quantitativen Parameter, wie Individuenzahl, Artenzahl, Arten-Diversität und Rang-Häufigkeitsverteilungen, gut darstellen. Die numerischen Dominanzen der Haupttaxa und die Rangfolge der zehn häufigsten Taxa dokumentierten die Veränderungen in der Zusammensetzung der Fauna im Verlauf der

Sukzession. Mit Hilfe der multivariaten Verfahren konnten alle verfügbaren Informationen zusammengefaßt und ein "objektiverer" Vergleich der sich schon in den o.g. Parametern abzeichnenden unterschiedlichen Phasen der Sukzession erzielt werden.

1985 wurden 3 Phasen, 1986 nur 2 Phasen der frühen Sukzession unterschieden. Sie ähneln den von RUMOHR (1980) beschriebenen "Prae-Opportunisten-, Opportunisten- und Post-Opportunisten-Phasen" der Sukzession auf experimentellen Substraten in der Kieler Bucht nur in der quantitativen Struktur (BOSELNANN 1989a). Die 1. Phase zeichnete sich, wie in der Kieler Bucht, vor allem 1985 (Mai/Juni) durch moderate Individuen- und Artenzahlen und eine hohe Äquität aus, so daß alle vorkommenden Arten zu Beginn der Besiedlung mehr oder weniger gleiche Chancen hatten. 1986 traten einige Arten, wie *Scoloplos armiger*, *Pholoe minuta* und *Mediomastus* aff. *fragilis*, bereits zu Beginn stärker dominierend auf (die Phase 1 dauerte in diesem Jahr von Mai bis August). Die etwas unterschiedliche Arten-Zusammensetzung und Arten-Dominanz in der 1. Phase 1985 und 1986 ist im wesentlichen eine Folge der interannuellen Variationen der abiotischen Bedingungen (u.a. Temperatur, Salzgehalt und Strömung), die sowohl die Reproduktion der Adulten als auch die Verbreitung der Larven beeinflussen. Welche Arten schließlich als siedlungsbereite Larven zuerst auf die experimentellen Substrate treffen, um dort freie Ressourcen zu nutzen und wachsen zu können, entscheidet sich wohl zufällig. Allerdings könnten auch die etwas unterschiedlichen Sedimente 1985 und 1986 für geringe Unterschiede in der Artenzusammensetzung verantwortlich sein (s.Kap.F.1.). Mit den o.g. Arten traten 1986 opportunistische Arten bereits in der 1. Phase der Sukzession auf, so daß die Bezeichnung "Prae-Opportunisten-Phase" von RUMOHR (1980) nicht zutrifft.

Auch die Phase 2 der Sukzession im Juli 1985 entspricht der "Opportunisten-Phase" in der Kieler Bucht nur insofern, als es in der Deutschen Bucht ebenfalls zu Massenansiedlungen weniger Arten, nämlich *Echinocardium cordatum* und *Tellina fabula*, und zu einem Einbruch der Arten-Diversität und Äquität kam. Allerdings sind *E. cordatum* und *T. fabula* nicht als Opportunisten

anzusehen, da sie, ohne sich fortpflanzen zu können, bald nach der Ansiedlung starben. Massenansiedlungen weniger Arten waren 1986 weniger stark ausgeprägt, d.h. die Phase 2 fiel aus.

Die Phase 3, von RUMOHR die "Post-Opportunisten-Phase" genannt, zeichnete sich in der Kieler Bucht durch einen Rückgang der Individuen- und Artenzahlen und eine "beginnende Konsolidierung und Stabilisierung der Gemeinschaft" aus, was daran erkennbar war, daß schon der größte Teil des späteren Artenspektrums vorhanden war und die Äquität bis ins folgende Jahr hinein anstieg. In der Deutschen Bucht erreichten die Individuen- und Artenzahlen sowie die Indices der Arten-Diversität und Äquität am Ende beider Untersuchungsjahre, d.h. 8 Monate nach Beginn der Sukzession, etwa die gleiche Größenordnung. Dabei gilt als typisch für die neu entstehende Gemeinschaft, daß die Individuen- und Artendichten noch über den Werten im natürlichen Biotop liegen (u.a. PEARSON & ROSENBERG 1978, RUMOHR 1980, ARNTZ & RUMOHR 1982). Auch hinsichtlich der Artenzusammensetzung und der Dominanz der Arten ist die Fauna am Ende des Experiments noch deutlich unterschiedlich zur Fauna der natürlichen Sedimente. DIAZ-CASTANEDA (1987) fand bei Besiedlungsexperimenten mit Weichboden-Substraten in der Lazaret-Bucht (Mittelmeer, Frankreich) noch ein Jahr nach Beginn der Sukzession unterschiedliche dominante Arten bei gleicher quantitativer Struktur der Fauna im Experiment und im natürlichen Biotop. Gegen eine sich schon verstärkende Stabilisierung im Verlauf der Sukzession in der Deutschen Bucht zum Jahresende spricht auch, daß einzelne Arten in der 3. Phase (d.h. August bis Dezember 1985 und September bis Dezember 1986) noch in großer Dichte siedelten, darunter u.a. die opportunistischen Arten *Polydora pulchra* (1985) und *Abra alba* (1986). Die Fauna fluktuierte somit auf den experimentellen Substraten zu dieser Zeit noch stark. Der gleichzeitige Rückgang der Individuen- und Artenzahlen stellt eher eine saisonale Entwicklung dar, da sich nur noch wenige Arten im Herbst und Winter neu ansiedeln und die Mortalität der Postlarven meist hoch ist.

RUMOHR (1980) stellte in der Kieler Bucht fest, daß die Sukzession auf experimentellen Substraten mit zunehmender Entfernung zum Meeresboden im ersten Jahr weniger stark saisonal

geprägt war und eine geringere Stabilisierung zum Jahresende hin zeigte. Obwohl solche Effekte in der Deutschen Bucht nicht untersucht wurden, ist anzunehmen, daß es infolge der Gezeitenströme und stärkeren Turbulenzen im Untersuchungsgebiet nicht zu derartigen Unterschieden wie in der Kieler Bucht kommen würde. Zumindest war die Saisonalität im Experiment in der Deutschen Bucht bei etwa 5,5 m Abstand zum Meeresboden stark ausgeprägt.

Um die Sukzession in der Deutschen Bucht bis zu einem Stadium einer "reiferen" Benthos-Assoziation zu verfolgen, wäre ein umfassenderes, d.h. über mehrere Jahre andauerndes Besiedlungsexperiment mit größeren Behältern notwendig. Die Sukzession im Benthosgarten-Experiment in der Kieler Bucht zum Beispiel erreichte einen "gewissen Reifegrad" erst im dritten Jahr (ARNTZ & RUMOHR 1982, 1986). Die Autoren definieren den Reifezustand als Stadium mit normalen saisonalen Fluktuationen.

Daten zur Dauer der Erholungsphase von Benthosgemeinschaften nach Katastrophen gibt es auch aus dem Freiland. Im Ostteil der Deutschen Bucht wurde durch den kalten Winter 1962/63 u.a. die dominante Art *Tellina fabula* stark dezimiert (ZIEGELMEIER 1970). In der Wiederbesiedlungsphase kam es zu Massenansiedlungen der Arten *Echiurus echiurus*, *Spiophanes bombyx*, *Scoloplos armiger*, *Echinocardium cordatum* und *Ophiura texturata*. Nach ZIEGELMEIER schien sich das "biologische Gleichgewicht" im Herbst 1965 (nach 2,5 Jahren) wieder zu normalisieren. CATO et al. (1980) und BONSDORFF & ÖSTERMAN (1985) nehmen an, daß die Dauer der Wiederbesiedlungsperiode mit zunehmender Wassertiefe ansteigt. Für eine generelle Gültigkeit dieser Annahme sprechen die langen Besiedlungszeiten bei in der Tiefsee durchgeführten Experimenten (u.a. GRASSLE 1977, SMITH & HESSLER 1987).

Es ist daher anzunehmen, daß in den tiefer gelegenen Gebieten der Deutschen Bucht im Vergleich zu den von ZIEGELMEIER (1970) untersuchten flacheren Randgebieten mit längeren Besiedlungszeiten (möglicherweise etwa 3 bis 5 Jahre wie in der Kieler Bucht) zu rechnen ist, bis sich eine der Fauna im natürlichen Biotop entsprechende Makrozoobenthos-Assoziation etabliert hat. Die Makrofaunagemeinschaften in den Feinsandgebieten der Deutschen Bucht dürfte allerdings kaum jemals einen wirklich stabilen Zustand erreichen. Außer durch starke saisonale

Fluktuationen der Abundanzen der Arten (STRIPP 1969b, RACHOR & GERLACH 1978, MÜHLENHARDT-SIEGEL 1988) ist das Makrozoobenthos geprägt durch den Einfluß variabler Umweltbedingungen wie schwere Stürme, kalte Winter und Sauerstoff-Mangel (ZIEGELMEIER 1970, 1978, GERDES 1977, RACHOR 1977, RACHOR & GERLACH 1978, BUHR 1981, v. WESTERNHAGEN et al. 1986). Die Fauna wird somit immer wieder in ein weniger reifes Sukzessions-Stadium zurückversetzt (RACHOR & GERLACH 1978).

Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, daß die frühe Sukzession auf den experimentellen Substraten in der Deutschen Bucht einem gewissen Muster folgt, das in mancher Hinsicht vergleichbar ist mit der Sukzession auf experimentellen Sandböden im Sublitoral der Kieler Bucht. Die interannuelle Variabilität in der Deutschen Bucht äußerte sich im wesentlichen darin, daß 1986 die Phase der Massenansiedlungen ausblieb und die Abfolge der Arten in der Sukzessions-Sequenz gleichmäßiger war. Die Arten, die zu Beginn der Sukzession dominant waren, kamen auch am Ende zahlenmäßig noch häufig vor. Trotz der interannuellen Variabilität stimmt das Sukzessionsmuster 1985 und 1986 generell überein, wie die multivariate Analyse gezeigt hat. Ähnliche Besiedlungsmuster in zwei aufeinanderfolgenden Untersuchungsjahren stellte auch McCALL (1977) auf experimentellen und natürlichen Sedimenten im Long Island Sound (USA) fest. Im Gegensatz dazu fanden SANTOS & BLOOM (1983) bei der dreijährigen Untersuchung einer Weichboden-Gemeinschaft in einem Ästuar in Florida, daß die Wiederbesiedlung des natürlichen Sediments nach dem jährlich etwa zur gleichen Jahreszeit auftretenden Absterben der gesamten Fauna (vermutlich durch O₂-Mangel) nicht in jedem Jahr dem gleichen Muster folgte. Möglicherweise ist dies eine Folge des in diesen Breiten vermutlich weniger stark saisonal geprägten Larvenangebots. Multivariate Verfahren zur Dokumentation des Sukzessionsverlaufs haben auch DIAZ-CASTANEDA (1989, im DRUCK) bei der Untersuchung von experimentellen Substraten im Hafen von Dunkerque (Frankreich) und HILY (1983) bei der Untersuchung der Wiederbesiedlung nach Dredgen-Operationen in der Bucht von Brest (Frankreich) angewendet. Diese Autoren fanden ebenfalls bestimmte Muster und Phasen der Sukzession, die mit dem in dieser Arbeit festgestellten Sukzessionsverlauf vergleichbar sind.

Die Ansiedlung im natürlichen Biotop folgte nicht dem oben beschriebenen Besiedlungsmuster. Obwohl die quantitativen Parameter Individuen- und Artenzahl und Ranghäufigkeitsverteilungen einen ähnlichen saisonalen Verlauf wie im Experiment zeigten, waren die Unterschiede in der Artenzusammensetzung erheblich. Auch mit Hilfe der multivariaten Verfahren waren keine unterschiedlichen Phasen der Ansiedlung abzugrenzen. Nur während der Massenansiedlungen war die Fauna im natürlichen Biotop der Fauna im Experiment ähnlich.

Dichte Ansiedlung und Rekrutierung finden nicht nur während der frühen Stadien einer Sukzession in der Deutschen Bucht statt, wie dies nach Störungen der Makrofauna durch kalte Winter (ZIEGELMEIER 1970, BUHR 1981, RACHOR & BARTEL 1981), schwere Stürme oder Sauerstoff-Defizite (v. WESTERNHAGEN et al. 1986) dokumentiert wurde. Solche Ereignisse treten anscheinend regelmäßig vor allem im Sommer in den Feinsandgebieten der Deutschen Bucht auf und reflektieren die kurzzeitige Variabilität des Makrozoobenthos in diesen Gebieten. Massenentwicklungen verschiedener Arten, die auf die hohe natürliche Variabilität hinweisen, wurden bereits für verschiedene küstennahe Gebiete der Nordsee beschrieben (EISMA 1966, ZIEGELMEIER 1978, MÜHLENHARDT-SIEGEL 1988). Die Postlarven, die in der vorliegenden Untersuchung gefunden wurden, waren einer hohen post-larvalen Mortalität unterworfen. Große Dichten dieser Postlarven konnten nur durch die Verwendung von Sieben mit 100 µm Maschenweite und durch die kurzen Probennahme-Intervalle festgestellt werden (s.Kap.F.1.). Die meisten Postlarven wurden in früheren Benthosuntersuchungen in der Deutschen Bucht übersehen, da sie wieder verschwunden waren, bevor sie eine Größe erreicht hatten, mit der sie auf 0,5 oder 1 mm-Sieben hätten erfaßt werden können.

5. Ansiedlung und Sukzession in Abhängigkeit von biotischen und abiotischen Faktoren in beiden Untersuchungsjahren

Sukzessionen in marinen Weichboden-Biotopen wurden unter unterschiedlichen ökologischen Aspekten untersucht. ZAJAC & WHITLATCH (1985) beschreiben die Herangehensweise der verschiedenen Autoren als a) Ansatz über Umweltfaktoren ("environmental approach"), b) Ansatz

über die Lebensgeschichte der Arten ("life history approach") und c) Ansatz über biotische Interaktionen ("biotic interaction approach"). ZAJAC & WHITLATCH geben u.a. folgende Beispiele:

- a. Die Dynamik der Sukzession basiert auf der Anpassung der Arten an die geänderten abiotischen Bedingungen nach Störungen im Biotop und sich daran anschließende Änderungen der Umweltfaktoren. Progressive Änderungen in der Artenzusammensetzung auf zeitlichen und/oder räumlichen Skalen wurden in vielen Untersuchungen u.a. nach organischer Verschmutzung (eine Reihe von Arbeiten zusammengefaßt bei PEARSON & ROSENBERG 1978), nach Sauerstoff-Mangel (u.a. SANTOS & BLOOM 1983, GOSSELCK et al. 1987) oder mechanischer Störung der Fauna durch Dredgen (BONSDORFF 1980, LOPEZ-JAMAR & MEJUTO 1988) festgestellt. Auch die Saisonalität von Umweltfaktoren beeinflusst die Dynamik der Sukzession; wichtig ist also, wann eine Störung im Biotop eintritt (ZAJAC & WHITLATCH 1982, ARNTZ & RUMOHR 1982, 1986).
- b. Einige Autoren haben die Bedeutung der Lebensgeschichte der Arten für die Dynamik der Sukzession hervorgehoben (u.a. GRASSLE & SANDERS 1973, GRASSLE & GRASSLE 1974, McCALL 1977). So beschreibt McCALL 3 Gruppen von Arten, deren Lebensgeschichte ihr Auftreten und ihre Dominanz im Verlauf der Sukzession bestimmt:
 - Opportunisten (r-Strategen), die zu Beginn der Sukzession auftreten; die sich oftmals im Jahr reproduzieren; die eine starke Rekrutierung, schnelles Wachstum und hohe Mortalitätsrate haben; die klein, sedentär und meist röhrenbildende Detritusfresser sind; die Brutpflege betreiben und lecithotrophe Larven haben.
 - Gleichgewichts-Arten ("equilibrium species"; K-Strategen), die in einem späteren Sukzessionsstadium vorkommen; die wenige Reproduktionen pro Jahr, eine geringe Rekrutierung, langsames Wachstum und niedrige Mortalitätsrate haben; die groß, mobil und meist Suspensions-, Detritus- oder Sedimentfresser sind; die keine Brutpflege betreiben und planktotrophe Larven haben.

- intermediäre Arten ("intermediate species"), die vor allem beim Übergang von frühen zu späten Sukzessions-Stadien auftreten und deren Lebensgeschichte sich als intermediär zu den o.g. Typen charakterisieren läßt.

Dieser Ansatz wendet das Konzept der r- und K-Selektion von MacARTHUR & WILSON (1967) und PIANKA (1970) auf die Dynamik der Weichboden-Assoziation an.

- c. Der dritte Ansatz gründet im wesentlichen auf dem aus der terrestrischen Ökologie stammenden Modell von CONNELL & SLAYTER (1977), das den Einfluß interspezifischer Interaktionen auf den Sukzessionsverlauf beschreibt. CONNELL & SLAYTER geben drei unterschiedliche Mechanismen an, denen als Ausgangspunkt gemeinsam ist, daß die frühen Besiedler die Umwelt so modifizieren, daß sie ungeeignet für die weitere Rekrutierung der eigenen Art wird. Das Auftreten weiterer neuer Arten in der Sukzessions-Sequenz wird bestimmt durch:

- Förderung ("facilitation"), d.h. frühe Besiedler verändern die Umwelt so, daß die Ansiedlung und das Wachstum von Arten späterer Sukzessionsstadien begünstigt wird (basiert auf den Ideen von CLEMENTS (1916) und ODUM (1969)).
- Toleranz ("tolerance"), d.h. die Modifikationen der Umwelt durch die frühen Besiedler führen weder zu einer Steigerung noch zu einer Reduzierung der Rekrutierung und des Wachstums der nachfolgenden Arten. Die Sequenz der Arten wird allein durch ihre Lebensgeschichte bestimmt.
- Hemmung ("inhibition"), d.h. sobald die frühen Besiedler Ressourcen besetzt haben, hemmen sie die Ansiedlung nachfolgender Besiedler oder unterdrücken das Wachstum bereits siedelnder Arten.

In Untersuchungen zur Sukzession in marinen Weichboden-Biotopen lassen sich Beispiele für Förderung (GALLAGHER et al. 1983), Toleranz (CHESNEY 1985 und darin zitierte Arbeiten) und Hemmung (ZAJAC & WHITLATCH 1982, SANTOS & BLOOM 1983, WHITLATCH & ZAJAC 1985) finden. Beispiele für derartige Interaktionen im Wattenmeer gibt auch REISE (1985, S.146-157).

ZAJAC & WHITLATCH (1985) integrierten die oben beschriebenen Ansätze zu folgendem theoretischen, hierarchischen Modell der Faktorenkomplexe, die die Sukzession der marinen Infauna bestimmen:

Umweltbedingungen

Lebensgeschichte der Arten

biotische Interaktionen

Die Pfeile stellen den möglichen Informationsfluß zwischen den einzelnen Ebenen dar. Im folgenden wird der Einfluß der drei Faktorenkomplexe auf den Verlauf der frühen Sukzession im Experiment und auf die Ansiedlung im natürlichen Biotop diskutiert.

Umweltbedingungen

Welche hervorragende Bedeutung die saisonalen Variationen des Larvenangebots und der Temperatur für das Besiedlungspotential haben, wurde bereits in Kap.F.3. beschrieben. Auch für den Sukzessionsverlauf sind beide Parameter die wohl bedeutsamsten Umweltfaktoren (s.auch BOSSELMANN 1989b, im Druck). Um ihren Einfluß abzuschätzen, wurde die Ordination der Proben der Serie "Sukzession" (DCA1) im Spearmanschen Rang-Korrelationstest mit der Ordination der Meroplankton-Proben und mit dem Jahresgang der Bodenwassertemperatur an der FPN korreliert. Dabei ergeben sich folgende Korrelationskoeffizienten und Irrtumswahrscheinlichkeiten:

Korrelation mit den Ordinationswerten der Meroplankton-Proben (DCA1):

$r = -0,393$ $\alpha < 0,05$

Korrelation mit den Ordinationswerten der Meroplankton-Proben des jeweils vorhergehenden Monats (DCA1):

$r = 0,433$ $\alpha < 0,05$

Korrelation mit den monatlichen Mittelwerten der Bodenwassertemperatur an der FPN:

$$r=-0,402 \quad \alpha < 0,05.$$

Alle drei Tests ergaben eine signifikante Korrelation. Wie schon bei der Probenserie "Potential" zeigt sich, daß der Korrelationskoeffizient etwas höher ist, wenn man die Sukzession im Benthos mit dem Meroplankton im jeweils vorhergehenden Monat korreliert. Die Korrelationen sind jedoch weniger signifikant im Vergleich zu den entsprechenden Tests mit den Proben, die das Besiedlungspotential dokumentieren (s.Kap.F.3.).

Während die Anfangsphase der Sukzession (entspricht dem Besiedlungspotential) sehr stark von dem Larvenangebot und der Temperatur bestimmt ist, werden mit dem Fortschreiten der Gemeinschaftsentwicklung und dem Aufbau komplexer Gemeinschaftsstrukturen andere Faktoren wie biotische Interaktionen mehr und mehr an Bedeutung gewinnen. Es ist anzunehmen, daß sich daraus die geringeren Korrelationskoeffizienten für die Proben der Serie "Sukzession" erklären. Hierin wird auch deutlich, daß die Anwendung von Ordinationsverfahren und anschließende Korrelation mit Umweltparametern für zeitliche Probenserien durchaus problematisch ist; denn es ist anzunehmen, daß sich der Einfluß der getesteten Faktoren über die Zeit ändert. Außerdem sind biotische Faktoren wie intra- und interspezifische Interaktionen für derartige Tests nicht zu quantifizieren. Entsprechende Korrelationstests mit den Proben aus dem natürlichen Biotop ergaben ebenfalls signifikante Korrelationen.

Aus anderen Meeresgebieten berichten u.a. RUMOHR (1980), ARNTZ & RUMOHR (1982, 1986), ZAJAC & WHITLATCH (1982), BONSDORFF & ÖSTERMAN (1985) und DIAZ-CASTANEDA (1989, im Druck), daß die Ansiedlung und der Sukzessionsverlauf stark von saisonalen Einflüssen geprägt ist. DIAZ-CASTANEDA untersuchte im Hafen von Dunkerque (Frankreich) die frühen Sukzessionsstadien in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Sie startete Besiedlungsexperimente in 5 verschiedenen Monaten und verfolgte die Besiedlung jeweils etwa 5 bis 7 Monate lang. In den 5 verschiedenen "Szenarien" der Besiedlung traten je nach Jahreszeit andere Arten als opportunistische Erstbesiedler auf. Gegen Ende der einzelnen Serien hatte sich jedoch in allen Serien eine Gemeinschaft etabliert, die der "*Abra-alba*-Gemeinschaft" des umgebenden

Meeresbodens ähnlich war. Da viele Arten in der vorliegenden Untersuchung eine begrenzte Phase der Ansiedlung aufwiesen, wäre ein ähnliches Ergebnis auch in der Deutschen Bucht zu erwarten. Allerdings würde - wie in Kap.F.4. ausgeführt wurde - die Stabilisierung der Gemeinschaft länger andauern. Aber nicht nur qualitative Unterschiede wären zu erwarten, wenn die Sukzession zu unterschiedlichen Jahreszeiten beginnen würde. Da in den Sommermonaten die meisten Larven zur Verfügung stehen und das Wachstum der meisten Postlarven auf diese Zeit beschränkt ist, wird eine Sukzession, die im Frühsommer beginnt, auch schneller voranschreiten als eine Sukzession, die im Winter startet.

Während die saisonalen Schwankungen des Salzgehalts im Untersuchungsgebiet unbedeutend waren, wurden bei kurzzeitigen Ereignissen, wie Frontendurchgängen, enorme Salzgehaltsschwankungen registriert (s.Kap.E.1.1.). Ein Effekt dieser Ereignisse war jedoch weder beim Besiedlungspotential (s.Kap.F.3.) noch beim Sukzessionsverlauf festzustellen. Bei den Probennahmen nach diesen Ereignissen waren weder geringere Individuen- und Artenzahlen noch eine verstärkte Mortalität einzelner Arten auffällig. Auch die vor allem 1986 erniedrigten Sauerstoffgehalte im Bodenwasser hatten keine erkennbaren negativen Effekte auf die Sukzession. Allerdings ist es infolge der in den frühen Sukzessionsstadien starken Fluktuationen der Abundanzen einzelner Arten schwierig, derartige Effekte tatsächlich auszumachen. Es ist außerdem denkbar, daß eine eventuell auftretende Dezimierung der Fauna vor allem in den Sommermonaten durch die Wiederbesiedlung durch Larven und/oder Postlarven rasch wieder ausgeglichen werden kann. Letzteres gilt allerdings nur für diejenigen Arten, die eine längere Laichperiode haben. Zur Klärung dieser Fragen wären kurzfristige Probennahmen direkt im Anschluß an auffällige hydrographische Ereignisse, die möglicherweise Streß für die Fauna zur Folge haben könnten, notwendig.

GASTON et al. (1985) untersuchten den Einfluß von Sauerstoff-Mangel auf die Makrofauna-Besiedlung von experimentellen Weichboden-Substraten in einem küstennahen Gebiet (10 m Tiefe) im Golf von Mexiko. Eine Abnahme der Sauerstoffkonzentration bis zu fast anoxischen Bedingungen im Bodenwasser an einer ihrer Untersuchungsstationen dauerte etwa einen Monat

lang und führte zum Absterben der frühen Besiedler. An einer anderen Station sank der Sauerstoffgehalt zu dieser Zeit nur bis minimal etwa 1 mgO₂/l. Hier überlebten die meisten der dominanten Besiedler, die nach Verbesserung der hypoxischen Bedingungen die erste Station wiederbesiedelten. GASTON et al. nehmen an, daß die vorkommenden Arten - vor allem Polychaeten - an die in diesem Gebiet jährlich auftretenden Sauerstoff-Defizite angepaßt sind.

Die Fauna in den Feinsandgebieten der Deutschen Bucht ist in ihrer Gesamtheit nicht an Sauerstoff-Mangelsituationen angepaßt, wie dies etwa im Auftriebsgebiet vor Peru der Fall ist (TARAZONA et al. 1988). Während der schweren Sauerstoff-Defizite in der Deutschen Bucht in den Jahren 1982 und 1983 starb ein Großteil der Fauna ab, und vor allem tolerante Arten überlebten (DETHLEFSEN & v. WESTERNHAGEN 1983, v. WESTERNHAGEN et al. 1986, 1987). Da in der vorliegenden Untersuchung der für viele makrobenthische Tiere kritische Wert von 2 mgO₂/l (SWANSON et al. 1979) nicht unterschritten wurde, war auch kein deutlicher Effekt auf die Ansiedlung und Sukzession zu erwarten. Allerdings mögen postlarvale Stadien empfindlicher auf Streß reagieren als die Adulten.

Dem Einfluß anderer Umweltbedingungen, die die Ansiedlung und somit den Sukzessionsverlauf beeinflussen können, wie Strömung (vor allem an der Boden-Wasser-Grenzschicht, s.Kap.F.2.), Nahrungsangebot, mikrobielle und organische Anreicherung des Sediments, Sedimentation und Erosion von Sedimenten müßte in anschließenden Untersuchungen nachgegangen werden.

Lebensgeschichte der Arten

Eine Unterscheidung der Arten der vorliegenden Untersuchung in "Opportunisten, intermediäre Arten und Gleichgewichts-Arten" nach McCALL (1977) ist schwierig, da nicht alle der von McCALL genannten Unterscheidungskriterien auf eine Art zutreffen. So haben z.B. die durch ihre dichte Ansiedlung und ihr schnelles Wachstum ausgezeichneten Opportunisten in der Deutschen Bucht (*Polydora pulchra*, *Scoloplos armiger*, *Abra alba*, *Mediomastus* aff. *fragilis* und *Pholoe minuta*) mit Ausnahme von *A. alba* eine nur kurze Laichperiode statt mehreren Reproduktionen pro Jahr. Sie sind mit Ausnahme von *A. alba* und *P. pulchra* mobil statt sedentär und haben mit Ausnahme von

S. armiger planktotrophe Larven. Sie sind, wie von McCALL beschrieben, meist Detritusfresser, die sich im oberflächennahen Sediment bzw. in der Boden-Wasser-Grenzschicht ernähren, und nur *P. minuta* ernährt sich als endobiontischer Räuber (FAUCHALD & JUMARS 1979). Als intermediäre Arten sind *Tellina fabula*, *Echinocardium cordatum* und *Ophiura* sp. aufgrund ihrer dichten, aber wenig erfolgreichen Ansiedlung im mittleren Stadium der Sukzession zu bezeichnen. Um diejenigen Arten zu identifizieren, die als Gleichgewichts-Arten in der Sukzession in der Deutschen Bucht anzusehen sind, wäre ein länger andauerndes Besiedlungsexperiment notwendig.

Die Opportunisten traten bevorzugt als Pioniere zu Beginn der Sukzession auf. Nur *P. pulchra* besiedelte die experimentellen Substrate erst später im Jahr (vor allem im September 1985). Zu dieser Zeit hatten die Behälter viel feines Material akkumuliert. Dieses Material stammte vermutlich aus der Resuspension von Sedimenten durch Herbststürme und/oder aus der Sedimentation von Resten herbstlicher Phytoplanktonblüten. PEARSON & ROSENBERG (1978) sowie viele von ihnen zitierte Autoren beschreiben zusammenfassend, wie Gebiete mit starker organischer Anreicherung vor allem von opportunistischen Arten besiedelt werden. Das in den Behältern akkumulierte organische Material hat vermutlich die dichte Ansiedlung und das schnelle Wachstum von *P. pulchra* begünstigt.

Während im Benthosgarten-Experiment in der Kieler Bucht die dichte Ansiedlung von *Polydora* spp. in der "Opportunisten-Phase" das experimentelle Substrat für die nachfolgenden Besiedler vorbereitet hat (RUMOHR 1980), scheint entsprechendes für die Sukzession im Experiment in der Deutschen Bucht nicht zu gelten. Die Opportunisten waren zu Beginn der Sukzession 1985 nicht sehr häufig, und auch andere Arten, deren Lebensgeschichte keine opportunistischen Charakteristiken aufweist, wie *Venus* aff. *striatula*, *Nucula* aff. *nitidosa* oder *Spisula subtruncata*, traten bereits in den frühen Sukzessionsstadien auf. Dieser Befund bestätigt eher die Annahme von CHESNEY (1985, S.282): "Während in den frühen Stadien der Sukzession normalerweise die am stärksten opportunistischen Arten dominieren, ist die Präsenz dieser Arten für das Fortschreiten der Sukzession vermutlich nicht essentiell" (Übersetzung). SANTOS & SIMON (1980) fanden, daß viele Arten - nicht nur wenige ausgewählte - freie Sedimente besiedeln

können. McCALL (1977) stellte zu Beginn der Sukzession auch solche Arten fest, die als typische Besiedler erst in späteren Sukzessionsstadien in Erscheinung traten. Dies deutet darauf hin, daß sich auch weniger opportunistische Arten zu Beginn der Sukzession ansiedeln können. Sie können den Lebensraum und die vorhandene Ressourcen jedoch nicht so effektiv nutzen wie opportunistische Arten, so daß sie vermutlich entweder absterben oder kaum wachsen, bis die Umweltbedingungen für ihre Ansprüche günstiger geworden sind.

Auch für die Sukzession in der Deutschen Bucht gilt, daß sich opportunistische Arten vor allem zu Beginn der Sukzession im noch freien Biotop ansiedeln. Wenn sich jedoch in einem späteren Sukzessions-Stadium die Umweltparameter ändern, so daß sie für opportunistische Arten wieder günstiger werden, können sie sich, wie das Beispiel von *P. pulchra* zeigt, auch dann noch erfolgreich ansiedeln. Die zu Beginn der Sukzession auftretenden Opportunisten waren mit Ausnahme von *M. aff. fragilis* auch im natürlichen Biotop relativ häufig. Im Gegensatz dazu war die Ansiedlung von *P. pulchra* auf die experimentellen Substrate beschränkt, da die Akkumulation von feinem organischem Material im Herbst aufgrund der Sedimentfallenwirkung der Behälter nur auf den experimentellen Substraten auftrat. Es ist anzunehmen, daß das Auftreten der Opportunisten zu Beginn der Sukzession eine Antwort auf die noch geringe Konkurrenz mit anderen Postlarven ist. Dies gilt auch für den natürlichen Biotop. Im Gegensatz dazu ist die spätere Ansiedlung von *P. pulchra* im Experiment eher auf die erhöhte Verfügbarkeit an Nahrung zurückzuführen.

Biotische Interaktionen

Während das Modell von CONNELL & SLAYTER (1977) nur Interaktionen zwischen den Besiedlern im Verlauf der Sukzession beschreibt, sind intra- und interspezifische Interaktionen, wie Förderung, Toleranz und Hemmung zwischen allen Lebensstadien (siedlungsbereiten Larven, Postlarven, Juvenilen und Adulten) möglich.

Aussagen über interspezifische Interaktionen zwischen den Besiedlern der experimentellen Substrate lassen sich aus dem Vergleich der Artenzusammensetzung der Substrate der Probenreihe "Sukzession" und der Substrate der Serie "Potential" ableiten. Wenn die

Erstbesiedler die Ansiedlung der nachfolgenden Besiedler gefördert hätten, müßten einige Arten auf den Substraten der Serie "Potential" fehlen oder sich im Vergleich zu den Substraten der Serie "Sukzession" in deutlich geringerer Dichte angesiedelt haben. Im Falle einer Hemmung müßten umgekehrt einige Arten auf den Substraten der Probenserie "Sukzession" fehlen oder sich in geringerer Dichte angesiedelt haben. Da bei diesem Vergleich weder Förderung noch Hemmung bei irgendeiner Art auffällig war, ist eher anzunehmen, daß vor allem Toleranz zwischen den einzelnen Arten wirksam war, und daß sich die Arten entsprechend ihrem saisonalen Auftreten und ihrer Lebensgeschichte in der Sukzessions-Sequenz abwechselten. Auch CHESNEY (1985) nimmt anhand eigener Ergebnisse und Literaturangaben an, daß das Toleranz-Modell der Sukzession die Abfolge der Arten in benthischen Weichboden-Gemeinschaften am besten beschreibt. GALLAGHER et al. (1983) berichten dagegen, ebenso wie RUMOHR (1980), von einer Förderung der Sukzession auf marinen Weichböden durch röhrenbildende Polychaeten. WHITLATCH & ZAJAC (1985) stellten in Besiedlungsexperimenten in einem Ästuar in New England (USA) vor allem Hemmung, aber auch Toleranz und Hinweise auf Förderung bei opportunistischen Besiedlern der Infauna fest. Die Autoren nehmen an, daß es keinen "charakteristischen" Typ biotischer Interaktionen gibt, der die Sukzessions-Dynamik beeinflußt. Welcher Einfluß wirksam wird, hängt im wesentlichen von den vorkommenden Arten, ihrer Dichte und den Umweltbedingungen im Biotop ab.

Anhand der Ergebnisse dieser Arbeit deutet sich an, daß 1986 auch hemmende Interaktionen zwischen den Postlarven und/oder Juvenilen eine Rolle gespielt haben könnten. Im Mai und Juni 1986 hatten sich bereits mehr Individuen auf den experimentellen Substraten angesiedelt und die Dominanz einzelner Arten war stärker ausgeprägt als im Vorjahr. Die bereits höheren Abundanzen der Postlarven am Boden sowie die 1986 erst im Juli einsetzende Massenentwicklung einzelner Arten im Plankton haben möglicherweise dazu geführt, daß Massenansiedlungen in diesem Jahr nicht so ausgeprägt waren wie 1985. Allerdings blieben die Massenansiedlungen auch auf den Substraten der Serie "Potential" aus, so daß vermutlich eher die Umweltbedingungen, wie Temperatur und Strömung, zur Zeit der Ansiedlung für diese Larven ungünstiger waren.

Intraspezifische Interaktionen wie die Konkurrenz um Nahrung oder Raum zwischen den Postlarven und/oder Juvenilen waren anscheinend für die hohe Mortalität der Postlarven nach den Massenansiedlungen 1985 verantwortlich. Interaktionen mit der adulten Fauna waren anscheinend weniger bedeutsam für die dichte Ansiedlung und die frühe Mortalität der Postlarven, denn im natürlichen Biotop waren die Dichten der dominanten Arten manchmal höher und manchmal niedriger als auf den experimentellen Substraten. Dies deutet darauf hin, daß sich das Vorkommen der adulten Fauna kaum ausgewirkt hat. Adult-larvale Interaktionen waren Gegenstand vieler Untersuchungen, die im Zusammenhang stehen mit der Frage nach der Bedeutung der Konkurrenz für die Organisation ästuariner und mariner Weichboden-Gemeinschaften (u.a. WOODIN 1976, PETERSON 1980). In der Literatur lassen sich Beispiele für positive wie negative und für nicht feststellbare Effekte der adulten Fauna auf die Ansiedlung und/oder Rekrutierung finden. Hemmende Interaktionen stellten u.a. ARNTZ et al. 1976, KENT & DAY (1983), AMBROSE (1984), ELMGREN et al. (1986), CROWE et al. (1987) und LUCKENBACH (1987) fest. Im Gegensatz dazu fanden MAURER (1983) und COMMITO (1987) keine verminderte Rekrutierung durch die adulte Fauna. Eine Reihe von Arbeiten haben die fleckenhafte Ansiedlung und Metamorphose von Larven verschiedener Gruppen der Epi- und Endofauna als Antwort auf von adulten Tieren produzierte, chemische Stimuli nachgewiesen (zusammengefaßt bei BURKE 1986, PAWLIK 1988). BLACK & PETERSON (1988) berichten dagegen, daß der Einfluß großer filtrierender Muscheln auf die Rekrutierung kleinerer benthischer Infauna-Arten weder konkurrierende Interaktionen noch positive Effekte zeigte. WOODIN (1986) führt ebenfalls eine Reihe von Beispielen für positive, negative und keine Effekte der adulten Fauna auf die Ansiedlung und Rekrutierung an. Auch von Meiofauna-Organismen ist bekannt, daß sie die Ansiedlung makrobenthischer Larven und die Mortalität der Postlarven beeinflussen (u.a. WATZIN 1986).

Es ist anzunehmen, daß adult-larvale Interaktionen bei der Ansiedlung im natürlichen Biotop eine Rolle spielen. Die Art und Bedeutung der Interaktionen variiert vermutlich in Abhängigkeit von den vorkommenden Arten, deren Dichte und den Umweltbedingungen. Für eine Klärung der Fragen nach der Bedeutung intra- und interspezifischer Interaktionen für die Ansiedlung und Sukzession

wären gezielte Feldexperimente mit manipulierten Dichten von Besiedlern und/oder Adulten notwendig. Es ist anzunehmen, daß mit dem Fortschreiten der Sukzession und dem Auftreten von mehr und mehr Arten interspezifische Interaktionen zunehmen und die Gemeinschaftsstrukturen komplexer werden. Solche Interaktionen wirken zunehmend modifizierend auf die zunächst vom Larvenangebot bestimmte Ansiedlung.

6. Zusammenfassende Bewertung, Perspektiven

Bei bisherigen Untersuchungen des Makrozoobenthos in der Deutschen Bucht standen wie in anderen Meeresgebieten die Struktur der Gemeinschaften sowie Langzeit-Veränderungen der Populationen im Vordergrund. Die kurzzeitige Dynamik und die Bedeutung von Ansiedlung und Rekrutierung für die Variabilität des Makrozoobenthos gewinnen in neueren Untersuchungen zunehmende Beachtung. Vor diesem Hintergrund stellt die vorliegende Arbeit eine Verknüpfung der traditionell getrennt betrachteten Teilökosysteme des Pelagials und Benthals dar. Sie hat dadurch auch neue Erkenntnisse über die für makrobenthische Tiere mit pelagischen Larven kritische Übergangsphase von der pelagischen zur benthischen Lebensweise, über den Sukzessionsverlauf auf experimentellen Substraten sowie über die Variabilität der Ansiedlung im natürlichen Biotop im Sublitoral der Deutschen Bucht erbracht.

Die Ansiedlung fand im wesentlichen durch pelagische Larvenstadien statt. Die Vielzahl von Faktoren, die den Entwicklungsgang vom Ei bis zum adulten Tier beeinflussen (s.Kap.F.2.), sind Ursache für die große zeitliche und räumliche Variabilität der Ansiedlung und Rekrutierung. Dabei tritt das Larvenangebot als entscheidender Faktor hervor, der wiederum im wesentlichen von dem Reproduktionserfolg der Adulten, der Temperatur, dem Nahrungsangebot und der Strömung abhängt.

Auch die frühen Sukzessionsstadien sind davon bestimmt, welche Arten mit Larven zuerst auf die noch gering besiedelten experimentellen Substrate treffen. Da das Larvenangebot stark saisonal geprägt ist und als Erstbesiedler anscheinend alle Arten und nicht nur wenige Opportunisten

auftreten können, hängt die Arten-Zusammensetzung der Fauna in den frühen Sukzessionsstadien vor allem davon ab, wann die Sukzession beginnt. Für die Neu- oder Wiederbesiedlung natürlicher Sedimente in der Deutschen Bucht z.B. nach Störungen der Fauna ist somit ebenfalls anzunehmen, daß die (Wieder-)Besiedlungsphase anfangs von unterschiedlichen Arten dominiert wird in Abhängigkeit von der Jahreszeit, zu der die Störung eintritt bzw. endet. Trotz möglicherweise unterschiedlichen Ausgangsstadien der Gemeinschaftsentwicklung wird sich nach einer ausreichenden Zeitspanne (vermutlich 3 bis 5 Jahre) eine an die herrschenden Umweltbedingungen angepaßte Faunengemeinschaft mit normalen saisonalen Fluktuationen etablieren, wenn die Umweltbedingungen ihr dazu Zeit lassen. Zur Prüfung dieser Annahme wären allerdings länger andauernde Besiedlungsexperimente mit unterschiedlichen Startzeitpunkten notwendig. Acht Monate nach Beginn der Sukzession zeigten sich noch keine Anzeichen einer beginnenden Stabilisierung der Gemeinschaft auf den experimentellen Substraten. Die Dauer einer Wiederbesiedlungsphase im natürlichen Biotop ist abhängig von dem Ausmaß der Störung, den Besiedlungsraten der Fauna und u.U. auch der Persistenz eventuell schädigender oder störender Einflüsse.

Die vorliegende Arbeit hat nicht nur gezeigt, daß stark fluktuierende Abundanzen der Arten für die frühen Stadien der Sukzession charakteristisch sind, sondern auch, daß im natürlichen Biotop in den Feinsandgebieten der Deutschen Bucht enorm hohe Dichten an Postlarven auftreten können. Die hohen Dichten und Mortalitätsraten der frühen Postlarven zeigen an, welch große Nahrungsressource die temporäre Meiofauna für die anderen Glieder des benthischen Nahrungsgefüges darstellt. Außerdem wird deutlich, daß bei den meisten Arten dieser Untersuchung - mit Ausnahme von *Magelona* spp. - weniger die Ansiedlung der Larven als die Mortalität der frühen Postlarven die Rekrutierung limitiert hat. Ein ähnliches Ergebnis fanden LUCKENBACH (1984) und ROWLEY (1989) für Populationen der Muschel *Mulinia lateralis* bzw. Seeigel der Gattung *Strongylocentrotus*. Im Gegensatz dazu kommt WOODIN (1985) zu dem Schluß, daß eine selektive Ansiedlung die Verteilung von Spioniden in einem Schlickwatt bestimmt hat.

Trotz der großen saisonalen und annuellen Variabilität des Larvenangebots und somit des Besiedlungspotentials und der frühen Sukzessionsstadien ließen sich bei der Gemeinschaftsentwicklung generell übereinstimmende Besiedlungsmuster in beiden Untersuchungsjahren feststellen. Der Vergleich mit den Ergebnissen anderer Studien zur Sukzession in marinen Weichboden-Gemeinschaften zeigte einen ähnlichen Verlauf der quantitativen Parameter während der frühen Stadien. Diese Stadien sind anscheinend am besten vorhersagbar im Sukzessionsprozess. Spätere Stadien werden durch eine zunehmende Zahl von interspezifischen Interaktionen sowie standortspezifischen Umweltfaktoren beeinflusst und somit mehr und mehr variabel.

In einer Literaturübersicht von Methoden, die durch Verschmutzung induzierten Veränderungen der Struktur benthischer Gemeinschaften abzuschätzen, heben HARGRAVE & THIEL (1983) den möglichen Nutzen von Besiedlungsstudien hervor. Durch den Vergleich der Sukzession in verschiedenen Gebieten könnten solche Untersuchungen einen sensiblen Indikator für Umweltveränderungen darstellen. CAPUZZO & KESTER (1987) zitieren eine Reihe von Autoren, die eine schlechtere Rekrutierung und Veränderungen der Struktur und Dynamik benthischer Gemeinschaften als Effekte von Schadstoffen (insbesondere Öl) festgestellt haben. Die größere Sensibilität der frühen Entwicklungsstadien - sowohl der Organismen als auch der Gemeinschaften - gegenüber Umweltveränderungen könnte durch Verschmutzung induzierte Modifikationen vermutlich rechtzeitig sichtbar werden lassen, bevor eventuell schwer reversible Änderungen auf der Ebene der "reiferen" Gemeinschaften oder des Ökosystems entstehen.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stellen eine gute Grundlage dar, um die Amplitude möglicher Fluktuationen während der frühen Sukzessionsstadien in den sublitoralen Feinsandgebieten der Deutschen Bucht abzuschätzen. Solche relativ kurzzeitigen Experimente zur Besiedlung und Sukzession zusammen mit Langzeit-Untersuchungen des Makrozoobenthos sind sinnvolle, sich ergänzende Ansätze, um kritische Veränderungen und Trends in der Gemeinschaftsentwicklung zu erkennen (ARNTZ & RUMOHR 1986).

Die Entwicklung eines biologischen Tests mit experimentellen (Weichboden-)Substraten wäre ein weiterer Schritt für ein Kurzzeit-Monitoring von Schadstoff-induzierten Effekten. Einen solchen Ansatz versuchten THRUSH & ROPER (1988), indem sie Weichboden-Substrate in unterschiedlich stark belasteten Gebieten im Manukau-Hafen (Neuseeland) ausbrachten. Ihre Hypothese, daß die Besiedlungsraten gleich sind außer in den Gebieten, in denen durch Verschmutzung induzierte Modifikationen auftreten, konnten die Autoren allerdings nicht belegen. Sie führen dies in ihrem Fall vor allem auf die Einwanderung adulter und postlarvaler Stadien zurück, die die Ansiedlung durch pelagische Larven überlagerte. Sie schlagen vor, die Technik so zu modifizieren, daß Besiedlungssubstrate entlang einem kontrollierten Verschmutzungsgradienten exponiert werden oder unterschiedlich stark belastete Sedimente in einem gleichförmigen Gebiet exponiert werden.

Da sich die in dieser Arbeit durchgeführten Besiedlungsexperimente für die Untersuchung der frühen Sukzessionsstadien bewährt haben, wäre eine Weiterentwicklung in Richtung auf einen biologischen Test wünschenswert, der für ein Kurzzeit-Monitoring geeignet ist.

G. LITERATURVERZEICHNIS

- ALLDREDGE, A.L. (1981): The impact of appendicularian grazing on natural food concentrations in situ. - *Limnol.Oceanogr.* **26**: 247-257.
- ALVARINO, A. (1965): Chaetognaths. - *Oceanogr.Mar.Biol.* **3**: 115-194.
- AMBROSE, W.G., (Jr.) (1984): Influence of residents on the development of a marine soft-bottom community. - *J.Mar.Res.* **42**: 633-654.
- ANSELL, A.D. (1961): Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* (DA COSTA) in Kames Bay, Millport. - *J.Mar.Biol.Ass.U.K.* **41**: 191-215.
- ARNTZ, W.E. (1981): Entwicklung von marinen Bodentiergemeinschaften bei Ausschluß von Räubern: Nur Artefakte? - *Meeresforschung* **28**(4): 189-204.
- ARNTZ, W.E., BRUNSWIG, D. & SARNTHEIN, M. (1976): Zonierung von Mollusken und Schill im Rinnensystem der Kieler Bucht (westliche Ostsee). - *Senckenb.Marit.* **8**(4/6): 189-269.
- ARNTZ, W. E. & RUMOHR, H. (1982): An experimental study of macrobenthic colonization and succession, and the importance of seasonal variation in temperate latitudes. - *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* **64**: 17-45.
- ARNTZ, W.E. & RUMOHR, H. (1986): Fluctuations of benthic macrofauna during succession and in an established community. - *Meeresforschung* **31**(2): 97-114.
- BACHELET, G. (1985): Influence de la maille de tamissage sur les estimations d'abondance des stades juvéniles du macrobenthos marin. - *C.R.Acad.Sc.Paris* **301**: 795-798.
- BACHELET, G. (1987): Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. - Diss., Univ. Bordeaux, 478 pp..
- BACKHAUS, J.O. (1980): Simulation von Bewegungsvorgängen in der Deutschen Bucht. - *Dtsch.Hydrogr.Z.Ergänzungsh./B*, Hamburg **15**, 56 pp..
- BAGGERMAN, B. (1953): Spatfall and transport of *Cardium edule* L. - *Archs.Néerl.Zool.* **10**: 315-342.
- BANSE, K. (1956): Über den Transport von meroplanktischen Larven aus dem Kattegat in die Kieler Bucht. - *Ber.Dtsch.Wiss.Kommn. Meeresforsch.* **XIV**(2): 147-164.
- BARKER, M.F. & NICHOLS, D. (1983): Reproduction, recruitment and juvenile ecology of the starfish, *Asterias rubens* and *Marthasterias glacialis*. - *J.Mar.Biol.Ass.U.K.* **63**(4): 745-765.
- BAYNE, B. (1965): Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). - *Ophelia* **2**(1): 1-47.
- BECKER, G.A. & PRAHM-RODEWALD, G. (1980): Fronten im Meer - Salzgehaltsfronten in der Deutschen Bucht. - *Seewart* **41**(1): 12-21.
- BEUKEMA, J.J. (1985): Growth and dynamics in populations of *Echinocardium cordatum* living in the North Sea off the Dutch north coast. - *Neth.J.Sea Res.* **19**(2): 129-134.

- BHAUD, M. (1979): Estimation du transfert énergétique entre domaine pélagique et domaine benthique par l'intermédiaire du Méroplancton larvaire. - C.R.Acad.Sc.Paris **228**: 1619-1622.
- BHAUD, M., AUBIN, D. & DUCHAMEL, G. (1981): Benthic recruitment of invertebrate larvae. Role of hydrodynamics. - *Oceanis* **7**(1): 97-113.
- BHAUD, M & LeBOUTEILLER-BOUGNOL, C. (1980): Remarques sur les facteurs de répartition bathymétrique de deux annélides polychètes. - *Vie Milieu* **30**(1): 19-28.
- BLACK, R. & PETERSON, C.H. (1988): Absence of preemption and interference competition for space between large suspension-feeding bivalves and smaller infaunal macroinvertebrates. - *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* **120**: 183-198.
- BONE, Q., BROWNLEE, C., BRYAN, G.W., BURT, G.R., DANDO, P.R., LIDDICOAT, M.I., PULSFORD, A.L. & RYAN, K.P. (1987): On the differences between the two "indicator" species of chaetognath, *Sagitta setosa* and *S. elegans*. - *J.Mar.Biol.Ass.U.K.* **67**: 545-560.
- BONSDORFF, E. (1980): Macrozoobenthic recolonization of a dredged brackish water bay in SW Finnland. - *Ophelia*, Suppl.1: 145-155.
- BONSDORFF, E. & ÖSTERMAN, C.S. (1985): The establishment, succession and dynamics of a zoobenthic community - an experimental study. - In: P.E.GIBBS (Ed.): *Proc.19th European Mar.Biol.Symp.*, 1984, Cambridge Univers.Press, Cambridge, pp. 287-297.
- BOSELDMANN, A. (1984): Untersuchungen zur Verteilung von Zooplankton in der zentralen Nordsee und der Deutschen Bucht unter besonderer Beachtung des Transportes von Meroplanktern. - *Dipl.-Arb., Univ. Bochum*, 93 pp.+ Anhang.
- BOSELDMANN, A. (1989a): Settlement and succession of benthic animals - a subtidal experiment in the German Bight compared with the "Benthosgarten" experiment in Kiel Bay. - *Meeresforschung Sonderheft* **6**: 375-388.
- BOSELDMANN, A. (1989b, im Druck): Larval plankton and recruitment of macrofauna in a subtidal area in the German Bight. - *Proc.23th European Mar.Biol.Symp.* 1988, Olsen & Olsen, Fredensborg, Dänemark.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. (1957): An ordination of the upland forest of Southern Wisconsin. - *Ecol.Monogr.* **27**: 225-349.
- BRUNSWIG, D., ARNTZ, W.E. & RUMOHR, H. (1976): A tentative field experiment on population dynamics of macrobenthos in the western Baltic. - *Meeresforschung Sonderh.***3**: 49-59.
- BUCHANAN, J.B. (1966): The biology of *Echinocardium cordatum* (Echinodermata: Spatangioidea) from different habitats. - *J.Mar.Biol.Ass.U.K.* **46**: 97-114.
- BUDEUS, G. (1989): Eine tidal-mixing Front in der südlichen Deutschen Bucht. Struktur, Auftreten, Entstehungsbedingungen. - *Diss., Univ. Hamburg* 87 pp.+Anhang.
- BÜSSELBERG, D. (1985): Kartierung des Makrobenthos im Elbe-Urstromtal der Deutschen Bucht.-*Dipl. - Arb., Univ. Hohenheim* 59 pp.+Anhang.

- BUHR, K.J. (1981): Auswirkungen des kalten Winters 1978/79 auf das Makrobenthos der Lanice-Siedlung im Weser-Ästuar. - Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh. **19**: 115-131.
- BURKE, R.D. (1986): Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae. - Bull.Mar.Sci. **39**(2): 323-331.
- BUTMAN, C.A. (1986): Larval settlement of soft-sediment invertebrates: some predictions based on an analysis of near-bottom velocity profiles. - In: J.C.J.NIHOUL (Ed.): Marine Interfaces Ecohydrodynamics., Elsevier Oceanogr.Ser. **42**: 487-514.
- BUTMAN, C.A. (1987): Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. - Oceanogr.Mar.Biol. **25**: 113-165.
- CAMERON, R.A. (1986): Introduction to the Invertebrate Larval Biology Workshop: a brief background. - Bull.Mar.Sci. **39**(2): 145-161.
- CAMERON, R.A. & RUMRILL, S.S. (1982): Larval abundance and recruitment of the sand dollar *Dendraster excentricus* in Monterey Bay, California, USA. - Mar.Biol. **71**(2): 197-202.
- CAMERON, R.A. & SCHROETER, S. (1980): Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. - Mar.Ecol.Prog.Ser. **2**: 243-247.
- CAPUZZO, J.M. & KESTER, D.R. (1987): Biological effects of waste disposal: experimental results and predictive assessments. - Oceanic Processes In Marine Pollution, Vol.1: Biological processes and wastes in the ocean. pp.3-18.
- CATO, I., OLSSON, I. & ROSENBERG, R. (1980): Recovery and decontamination of estuaries. - In: E.OLAUSSEN & I.CATO (Eds.): Chemistry and Biogeochemistry of Estuaries. John Wiley, Chichester pp.403-440.
- CATTONEO, M. & MASSE, H. (1983): Importance du recrutement de *Spisula subtruncata* (DA COSTA) sur la structure et les fluctuations d'un peuplement benthique. - Oceanol.Acta, Proc.17th European Mar.Biol.Symp., 1982, pp.63-67.
- CHESNEY, E.J.(Jr.) (1985): Succession in soft-bottom benthic environments: are pioneering species really outcompeted? - In: P.E.GIBBS (Ed.): Proc.19th European Mar.Biol.Symp., 1984, Cambridge Univers.Press, pp.277-286.
- CHIA, F.S. (1974): Classification and adaptive significance of developmental patterns in marine invertebrates. - Thalassia Jugosl. **10**: 121-130.
- CHIA, F.S. (1978): Perspectives, settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. - In: F.S.CHIA & M.E.RICE (Eds.): Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. Elsevier Press, New York, pp.283-285.
- CHRISTENSEN, H. & KANNEWORFF, E. (1985): Sedimenting phytoplankton as major food source for suspension and deposit feeders in the Öresund. - Ophelia **24**(3): 223-244.
- CLARK, R.B. (1979): Environmental determination of reproduction in polychaets. - In: S.E. STANCYK (Ed.): Reproductive ecology of marine invertebrates. Univ. South Carolina Press, pp.107-121.

- CLEMENTS, F.E. (1916): Plant succession. Carnegie Inst.Washington Publ.242, 512 pp..
- COLEBROOK.J.M. (1984): Continuous plankton records: relationships between species of phytoplankton and zooplankton in the seasonal cycle. - Mar.Biol. **83**: 313-323.
- COMMITO, J.A. (1987): Adult-larval interactions: predictions, mussels and cocoons. - Estuar.Coast.Mar. Sci. **25**: 599-606.
- CONNELL, J.H. & SLAYTER, R.O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. - Am.Nat. **111**: 1119-1144.
- CRONIN, T.W. & FORWARD, R.B. (Jr.) (1986): Vertical migration cycles of crab larvae and their role in larval dispersal. - Bull.Mar.Sci. **39**(2): 192-201.
- CROWE, W.A., JOSEFSON, A.B. & SVANE, I. (1987): Influence of adult density on recruitment into soft sediments: a short-term in situ sublittoral experiment. - Mar.Ecol.Prog.Ser. **41**: 61-69.
- CUOMO, M.C. (1985): Sulphide as a larval settlement cue for *Capitella* sp.l. - Biogeochemistry **1**: 169-181.
- DAUVIN, J.C. (1984): Revue des principales techniques utilisées pour l'étude expérimentale de l'établissement de peuplement macrobenthiques subtidiaux de sédiment meuble, premiers résultats des expérimentations réalisées en Baie de Morlaix. - Oceanis **10**(3): 237-258.
- DETHLEFSEN, V. & v.WESTERNHAGEN, H. (1983): Oxygen deficiency and effects on bottom fauna in the eastern German Bight 1982. - Meeresforschung **30**: 42-53.
- DIAZ-CASTANEDA, V. (1987): Recolonisation benthique d'un sédiment dans des enceintes expérimentales réplacées dans le milieu naturel (étage infralittoral d'une baie méditerranéenne, Toulon, France). - Cah.Biol.Mar. **28**: 551-566.
- DIAZ-CASTANEDA, V. (1989, im Druck): Preliminary results on colonization recovery and succession in a polluted area of the southern North Sea (Dunkerque's Harbour, France). - Proc.22th European Mar.Biol.Symp., 1987.
- DIAZ-CASTANEDA, V. & PATRICK, S. (1986): Contribution des mollusques à la recolonisation d'un sédiment pollué mis en enceintes expérimentales en Méditerranée (Toulon, France). - Haliotis **15**: 335-344.
- ECKMAN, J.E. (1983): Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. - Limnol.Oceanogr. **28**(2): 241-257.
- ECKMAN, J.E., NOWELL, A.R. & JUMARS, P.A. (1981): Sediment destabilization by animal tubes. - Mar.Res. **39**: 361-374.
- EIBYE-JACOBSEN, D. (1987): *Eumida ockelmanni* sp.N. (Polychaeta: Phyllodocidae) from the northern part of the Öresund. - Ophelia **27**(1): 43-52.
- EISMA, D. (1966): The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast. - Neth.J.Sea Res. **3**(1): 107-163.

- ELMGREN, R., ANKAR, S. & MARTELEUR, B. (1986): Adult interference with postlarvae in soft sediments: the *Pontoporeia-Macoma* example. - Ecology **67**(4): 827-836.
- FAUCHALD, K. & JUMARS, P.A. (1979): The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. - Oceanogr.Mar.Biol. **17**: 193-284.
- FENAUX, L. (1972): Evolution saisonnière des gonades chez l'ophiure *Ophioderma longicauda* (RETZIUS), Ophiuroidea. - Int.RevueGes.Hydrobiol. **57**: 257-262.
- FENAUX, L. & PEDROTTI, M.L. (1988): Metamorphose des larves d'Echinides en pleine eau. - Mar.Ecol. **9**(2): 93-107.
- FIGGE, K. (1980): Das Elbe-Urstromtal im Bereich der Deutschen Bucht (Nordsee). - Eiszeitalter Gegenw. **30**: 203-211.
- FRONTIER, S. (1985): Diversity and structure in aquatic ecosystems. - Oceanogr.Mar.Biol. **23**: 253-312.
- GAGE, J. (1966): The life-history of the bivalves *Montacuta substriata* and *M. ferruginosa*, "commensals" with spatangoids. - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **46**: 499-511.
- GALLAGHER, E.D., JUMARS, P.A. & TRUEBLOOD, D.D. (1983): Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. - Ecology **64**(5): 1200-1216.
- GASTON, C.R., RUTLEDGE, P.A. & WALTHER, M.C. (1985): The effects of hypoxia and brine on recolonization by macrobenthos off Cameron, Louisiana (USA). - Contrib. Mar.Sci. **28**: 79-93.
- GAUCH, H.G. (Jr.) (1982): Multivariate analysis in community ecology. - Cambridge Univ.Press, Cambridge, 298 pp..
- GERDES, D. (1977): The reestablishment of an *Amphiura filiformis*-population in the inner part of the German Bight. - In: B.F.KEEGAN, P.O.CEIDIGH & P.J.S.BOADEN (Eds.): Biology of benthic organisms. Pergamon Press, New York, pp.277-284.
- GERDES, D. (1985): Zusammensetzung und Verteilung von Zooplankton sowie Chlorophyll- und Sestonergehalte in verschiedenen Wassermassen der Deutschen Bucht in den Jahren 1982/83. - Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh. **20**: 119-139.
- GIBBS, P.E. (1968): Observations on the population of *Scoloplos armiger* at Whitstable. - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **48**: 225-254.
- GILLBRICHT, M. (1986): Hydrographie, Nährstoffe und Phytoplankton bei Helgoland.- Jber.Biol.Anst.Helgol. 1985, pp.33-37.
- GILLBRICHT, M. (1987): Hydrographie, Nährstoffe und Phytoplankton bei Helgoland.- Jber.Biol.Anst.Helgol. 1986, pp.29-32.
- GOEDECKE, E. (1968): Über die hydrographische Struktur der Deutschen Bucht im Hinblick auf die Verschmutzung in der Konvergenzzone. - Helgoländer Wiss.Meeresunters. **17**: 108-125.

- GOSSELCK, F., DOERSCHEL, F. & DOERSCHEL, T. (1987): Further developments of the macrozoobenthos in Lübeck bay, following recolonisation in 1980/81. - *Int.Revue Ges.Hydrobiol.* **72**(5): 631-638.
- GRASSLE, J.F. (1977): Slow recolonization of deep-sea sediment. - *Nature* **265**: 618-619.
- GRASSLE, J.F. & GRASSLE, J.P. (1974): Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. - *J.Mar.Res.* **32**: 253-284.
- GRASSLE, J.F. & SANDERS, H.L. (1973): Life histories and the role of disturbance. - *Deep Sea Res.* **20**: 643-659.
- GRAY, J.S. (1967): Substrate selection by the archiannelid *Protodrilus rubropharyngeus*. - *Helgoländer Wiss.Meeresunters.* **15**: 253-269.
- GUERIN, J.P. & MASSE, H. (1978): Etude expérimentale sur le recrutement des espèces de la macrofauna benthique des substrats meubles. 1. Méthodologie. Données qualitatives et quantitatives. - *Téthys* **8**(2): 151-168.
- GUILLOU, J. (1985): Aspects de la variabilité des populations de la macrofauna des sables fins en Baie de Douarnenez. - *Oceanis* **11**(3): 243-252.
- HADFIELD, M.G. (1986): Settlement and recruitment of marine invertebrates: a perspective and some proposals. - *Bull.Mar.Sci.* **39**(2): 418-425.
- HAGMEIER, A. (1925): Vorläufiger Bericht über die vorbereitenden Untersuchungen der Bodenfauna der Deutschen Bucht mit dem Petersen-Bodengreifer. - *Ber.Dtsch.Wiss.Kommn.Meeresforsch.* **1**: 247-272.
- HANNAN, C.A. (1981): Polychaete larval settlement: correspondance of patterns in suspended jar collectors and in the adjacent natural habitat in Monterey Bay, California. - *Limnol.Oceanogr.* **26**: 159-171.
- HANNAN, C.A. (1984): Planktonic larvae may act like passive particles in turbulent near-bottom flows. - *Limnol.Oceanogr.* **29**(5): 1108-1116.
- HANNERZ, L. (1956): Larval development of the polychaete families Spionidae SARS, Disomidae MESNIL and Poecilochaetidae n.fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). - *Zool.Bidr.Upps.* **31**: 1-204.
- HARGRAVE, B.T. & THIEL, H. (1983): Assessment of pollution induced changes in benthic community structure. - *Mar.Poll.Bull.* **14**: 41-46.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. (1971): 58. Teil: Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. - In: M. DAHL & F. PENS (Eds.): *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 594 pp..
- HEFFERNAN, P. (1985): Demography of *Pholoe minuta* (Polychaeta: Sigalionidae) in Galway Bay, west coast of Ireland, with special reference to settlement and recruitment. - *Mar.Biol.* **84**: 323-329.
- HEFFERNAN, P., O'CONNOR, B., & KEEGAN, B.F. (1983): Population dynamics and reproductive cycle of *Pholoe minuta* (Polychaeta: Sigalionidae) in Galway Bay. - *Mar.Biol.* **73**: 285-291.

- HEFFERNAN, P. & KEEGAN, B.F. (1988): The larval development of *Pholoe minuta* (Polychaeta: Sigalionidae) in Galway Bay, Ireland. - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **68**: 339-350.
- HEIBER, W. (1988): Die Faunengemeinschaft einer großen Stromrinne des Wurster Wattengebietes (Deutsche Bucht). Untersuchungen zur Struktur und Dynamik in Abhängigkeit von Gezeiten und Jahreszyklus und Folgerungen zu Austauschprozessen zwischen Wattenmeer und offener See. - Diss., Univ. Bonn, 398 pp..
- HERRMANN, A.G. & KNAKE, D. (1973): Coulometrisches Verfahren zur Bestimmung von Gesamt-, Carbonat- und Nichtcarbonat-Kohlenstoff in magnetischen, metamorphen und sedimentären Gesteinen. - Z.Anal.Chem. **266**: 196-201.
- HESSE, K.-J. (1988): Zur Ökologie des Phytoplankton in Fronten und Wassermassen der Deutschen Bucht. - Diss., Univ.Kiel, 153 pp. +Anhang.
- HILL, M.O. (1979a): TWINSpan - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. - Ithaca, New York, Cornell University, 48 pp..
- HILL, M.O. (1979b): DECORANA - a FORTRAN program for detrended correspondance analysis and reciprocal averaging. - Ithaca, New York, Cornell University, 30 pp..
- HILY, C. (1983): Macrozoobenthic recolonization after dredging in a sandy mud area of the Bay of Brest enriched by organic matter. - Oceanol.Acta, Proc.17th European Mar.Biol.Symp., 1982, pp. 113-120.
- HOLME, N.A. & McINTYRE, A.D. (Eds.) (1984): Methods for the study of marine benthos. - 2nd ed., Galliard (Printers) Ltd, Great Yarmouth, Norfolk, 387pp..
- HURLBERT, S.H. (1984): Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. - Ecol.Monogr. **54**(2): 187-211.
- ICES STUDY GROUP (1983): Flushing times of the North Sea. - Coop.Res.Rep. No.123, Int.Counc.Explor.Sea, Copenhagen.
- JACKSON, G.A. (1986): Interaction of physical and biological processes in the settlement of planktonic larvae. - Bull.Mar.Sci. **39**(2): 202-212.
- JÖRGENSEN, C.B. (1946): Lamellibranchia. - In: G.THORSON: Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Öresund). Meddr.Kommn.Danm.Fisk.-og Havunders., Ser.Plankton **4**: 277-311.
- JUMARS, P.A. & NOWELL, A.R.M. (1984): Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. - Cont.Shelf Res. **3**(2): 115-130.
- KÄNDLER, R. (1926): Muschellarven aus dem Helgoländer Plankton. Bestimmung ihrer Artzugehörigkeit durch Aufzucht. - Wiss.Meeresunters., Abt. Helgoland **XVI**(5): 1-8.
- KASSLER, B., JEDICKE, F., MOSING, G. & PETERSOHN, U. (1984): Messungen der bodennahen Strömung an der Forschungsplattform "NORDSEE". - Berichte aus dem Institut für Angewandte Physik, Univ.Kiel. 78 pp..

- KENT, A.C. & DAY, R.W. (1983): Population dynamics of an infaunal polychaete: the effect of predators and an adult-recruit interaction. - J.Exp.Mar.Biol.Ecol. **73**(2): 185-203.
- KEOUGH, M.J. & DOWNES, B.J. (1982): Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. - Oecologia **54**(3): 348-352.
- KOLTERMANN, K.P. & LANGE, W. (1975): On the relation between residual currents and the wind field in the German Bight. - Dtsch.Hydrogr.Z. **28**: 193-206.
- KOTT, P. (1953): Modified whirling apparatus for the subsampling of plankton.- Aust.J.Mar.Freshw.Res. **4**: 387-393.
- KRAUSE, G., BUDEUS, G., GERDES, D., SCHAUMANN, K. & HESSE, K. (1986): Frontal systems in the German Bight and their physical and biological effects.-Marine Interfaces Ecohydrodynamics, Elsevier Oceanogr.Ser. **42**: 487-514.
- KÜNITZER, A. (1989, im Druck): Factors affecting the population dynamics of *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) and *Mysella bidentata* (Bivalvia: Galeommatacea) in the North Sea.-Proc. 23th European Mar.Biol.Symp. 1988, Olsen & Olsen, Fredensborg, Dänemark.
- KÜNNE, C. (1952): Untersuchungen über das Großplankton in der Deutschen Bucht und Nordsyter Wattenmeer. - Helgoländer Wiss.Meeresunters. **4**: 1-54.
- LASKARIDOU NOTT, P. (1980): Reproduction in *Abra alba* (WOOD) and *Abra tenuis* (MONTAGU)(Tellinacea: Scobiculariidae). - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **60**: 465-479.
- LEBOUR, M.V. (1938): Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **23**(1): 119-145.
- LeFEVRE, J. (1986): Aspects of the biology of frontal systems. - Adv.Mar. Biol. **23**: 163-299.
- LOPEZ-JAMAR, E. & MEJUTO, J. (1988). Infaunal benthic recolonization after dredging operations in La Coruña Bay, NW Spain. - Cah.Biol.Mar. **29**: 37-49.
- LUCKENBACH, M.W. (1984): Settlement and early post-settlement survival in the recruitment of *Mulinia lateralis* (Bivalvia). - Mar.Ecol.Prog.Ser. **17**: 245-250.
- LUCKENBACH, M.W. (1986): Sediment stability around animal tubes: the roles of hydrodynamic processes and biotic activity. - Limnol.Oceanogr. **31**(4): 779-787.
- LUCKENBACH, M.W. (1987): Effects of adult infauna on new recruits: implications for the role of biogenic refuges. - J.Exp.Mar.Biol.Ecol. **105**(2/3): 197-206.
- MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967): The theory of island biogeography. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MARTENS, P. (1978): Contribution to the hydrographical structure of the eastern German Bight. - Helgoländer Wiss.Meeresunters. **31**(4): 414-424.
- MAURER, D. (1983): The effect of an infaunal suspension feeding bivalve *Mercenaria mercenaria* (L.) on benthic recruitment. - Mar.Ecol. **4**: 263-274.
- MAY, R.M. (Ed.) (1980): Theoretische Ökologie. - Verlag Chemie, Weinheim, 284 pp..

- McCALL, P.L. (1977): Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. - J.Mar.Res. **35**: 221-266.
- MILEIKOVSKY, S.A. (1971): Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a re-evaluation. - Mar.Biol. **10**: 193-213.
- MILEIKOVSKY, S.A. (1973): Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. - Mar.Biol. **23**: 11-17.
- MILEIKOVSKY, S.A. (1974): On the predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators. - Mar.Biol. **26**: 303-311.
- MITTELSTAEDT, E., LANGE, W., BROCKMANN, C. & SOETJE, K.C. (1983): Die Strömungen in der Deutschen Bucht. - Dtsch.Hydrogr.Inst., Hamburg, Publikation Nr.2347.
- MORTENSEN, T. (1927): Handbook of the echinoderms of the British Isles. - Oxford University Press, Oxford, 471 pp..
- MÜHLENHARDT-SIEGEL, U. (1988): Die Weichbodenfauna vor der Elbemündung unter dem Einfluß der Klärschlammverklappung. 1.Saisonale Veränderungen von Arten- und Individuenzahl sowie Biomasse unter Berücksichtigung der Sedimentstruktur. - Helgoländer Wiss.Meeresunters. **42**: 37-65.
- MURRIS, H.R. (1978): Pelagische Polychaeta en larven van Polychaeta in de zuidelijke bocht van de Noordzee in 1973. - Interen Verslagen Nederlands Instituut vor Onderzoek der Zee, Texel 1978-4, 107 pp..
- MUUS, K. (1973): Settling, growth and mortality of young bivalves in the Öresund. - Ophelia **12**: 79-116.
- MUUS, K. (1981): Density and growth of juvenile *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea) in the Öresund. - Ophelia **20**: 153-168.
- NIERMANN, U., BAUERNFEIND, E., HICKEL, W. & WESTERNHAGEN, H.v. (1989, im Druck): The recovery of benthos following the impact of low oxygen concentrations in the German Bight. - Neth.J.Sea Res.
- NOWELL, A.R.M. & JUMARS, P.A. (1984): Flow environments of aquatic benthos. - Annu.Rev.Ecol.Syst. **15**: 303-328.
- OCKELMANN, K.W. & MUUS, K. (1978): The biology, ecology and behaviour of the bivalve *Mysella bidentata* (MONTAGU). - Ophelia **17**(1): 1-93.
- ODUM, E.R. (1969): The strategy of ecosystem development. - Science **164**: 262-270.
- PALMER, A.R. & STRATHMANN, R.R. (1981): Scale of dispersal in varying environments and its implications for life-histories of marine invertebrates. - Oecologia **48**: 308-318.
- PAWLIK, J.R. (1988): Larval settlement and metamorphosis of two gregarious sabellariid polychaetes: *Sabellaria alveolata* compared with *Phragmatopoma californica*. - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **68**: 101-124.

- PEARSON, T.H. & ROSENBERG, R. (1978): Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. - *Oceanogr.Mar.Biol.* **16**: 229-311.
- PETERSON, C.H. (1980): Approaches to the study of competition in benthic communities in soft sediments. - In: V.A.KENNEDY (Ed.): *Estuarine Perspectives*, Academic Press, New York, pp. 291-302.
- PIANKA, E.R. (1970): On r- and k-selection. - *Am.Nat.* **104**: 592-597.
- PIELOU, E.C. (1975): *Ecological diversity*. - John Wiley & Sons, Inc., USA, 165 pp..
- PIEPENBURG, D. (1988): Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße. - *Ber.Polarforsch.* **52**, 118 pp..
- PINGREE, R.D. & GRIFFITH, D.K. (1980): Currents driven by a steady uniform wind stress on the shelf seas around the British Isles. - *Oceanol.Acta.* **3**(2): 227-236.
- RACHOR, E. (1975): Structure, dynamics and productivity of a population of *Nucula nitidosa* (Bivalvia, Protobranchiata) in the German Bight. - *Ber.Dtsch.Wiss.Kommn.Meeresforsch.* **24**: 296-331.
- RACHOR, E. (1977): Faunenverarmung in einem Schlickgebiet in der Nähe Helgolands. - *Helgoländer Wiss.Meeresunters.* **30**: 633-651.
- RACHOR, E. & ALBRECHT, H. (1983): Sauerstoffmangel im Bodenwasser der Deutschen Bucht. - *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* **19**: 209-227.
- RACHOR, E. & BARTEL, S. (1981): Occurrence and ecological significance of the spoon-worm *Ehiurus echiurus* in the German Bight.-*Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* **19**: 71-81.
- RACHOR, E. & GERLACH, J.A. (1978): Changes of macrobenthos in a sublittoral sand area of the German Bight, 1967 to 1975. - *Rapp.P.-V.Réun.Con.Int.Explor.Mer* **172**: 418-431.
- RACHOR, E. & SALZWEDEL, H. (1976): Studies on population dynamics and productivity of some bivalves in the German Bight. - In: G.PERSOONE & E.JASPERS (Eds.): *Proc.10th European Mar.Biol.Symp. 1975*, Univ.Press Wetteren **2**: 575-588.
- RADACH, G. & BOEHLE-CARBONELL, M. (1988): Struktureigenschaften der Langzeitreihen der meteorologischen und hydrographischen Situation, der Nährstoffverhältnisse und der Phytoplankton-Populationen in der Deutschen Bucht bei Helgoland. - Abschlußbericht über das Teilvorhaben 20: Dynamik der Konzentrationen der Pflanzennährstoff und der Primärproduktion in der Helgoländer Bucht (Helgoland Reede Daten) im Rahmen des Themas "Eutrophierung der Nord- und Ostsee", Forschungsvorhaben Wasser 102 04 215 des Bundesministers für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit.
- RASMUSSEN, E. (1973): Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). - *Ophelia* **11**: 462 pp..
- REES, C.B. (1951): Continuous plankton records: first report on the distribution of lammellibranch larvae in the North Sea. - *Hull Bull.Mar.Ecol.* **III**(20): 105-134.

- REINECK, H.E. (1968): Die Sturmflutlagen. - In: H.E.REINECK et al.: Sedimentologie, Faunenzonierung und Faciesabfolge vor der Ostküste der inneren Deutschen Bucht. Senckenberg.Leth. **49**: 270-272.
- REISE, K. (1985): Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. - In: W.D. BILLINGS, F. GOLLEY, O.L. LANGE, J.S. OLSON & H. REMMERT (Eds.): Ecological studies, Springer Verlag Berlin **54**: 191 pp..
- RHOADS, D.C. (1974): Organism-sediment relations on the muddy sea floor. - Oceanogr.Mar.Biol.Annu.Rev. **12**: 263-300.
- RHOADS, D.C., YINGST, J.Y. & ULLMAN, W. (1978): Seafloor stability in central Long Island Sound. 1.Seasonal changes in erodibility of fine-grained sediments. - In: M.L.WILEY (Ed.): Estuarine interactions., Academic Press, New York, pp. 221-244..
- RIEMANN, F. & M. SCHRAGE (1978): The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. - Oecologia **34**: 75-88.
- RICHTER, W. & SARNTHEIN, M. (1977): Molluscan colonization of different sediments on submerged platforms in the western Baltic Sea.-In: B.F. KEEGAN, P.O. CEIDIGH & P.J.S. BOADEN (Eds.): Biology of benthic organisms. Pergamon Press, New York, pp. 531-539.
- ROWLEY, R.J. (1989): Settlement and recruitment of sea-urchins (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post- settlement processes? - Mar.Biol. **100**: 485-494.
- RULLIER, F. (1963): Développement de *Polydora* (CARAZZI) *antennata* Clap. var. *pulchra* CARAZZI. - Cah.Biol.Mar. **4**: 233-250.
- RUMOHR, H. (1980): Der "Benthosgarten" in der Kieler Bucht - Experimente zur Bodentierökologie. - Rep.Sonderforschungsbereich 95, Univ.Kiel 55, 179 pp..
- RUMOHR, H. & ARNTZ, W. (1982): The "Benthosgarten" - a new approach for the study of soft-bottom communities. - Meeresforschung **29**: 225-238.
- SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. - Springer Verlag Berlin, 552 pp..
- SALZWEDEL, H. (1979): Reproduction, growth, mortality and variations in abundance and biomass of *Tellina fabula* (Bivalvia) in the German Bight in 1975/76. -Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh. **18**: 111-202.
- SALZWEDEL, H., RACHOR, E. & GERDES, D. (1985): Benthic macrofauna communities in the German Bight. - Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh. **20**: 199-267.
- SANTOS, S.L. & BLOOM, S.A. (1983): Evaluation of succession in an estuarine macrobenthic soft-bottom community near Tampa, Florida. - Int.Revue Ges.Hydrobiol. **68**(5): 617-632.
- SANTOS, S.L. & SIMON, J.L. (1980): Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation: larval or adult recruitment? - Mar.Ecol.Prog.Ser. **2**: 235-241.
- SARNTHEIN, M. & RICHTER, W. (1974): Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic Sea. I. Technical layout. - Mar.Biol. **28**: 159-164.

- SCHELTEMA, R.S. (1974): Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. - *Thalassia Jugosl.* **10**(1-2): 263-296.
- SCHWEIMLER, I. (1988): Ausbreitung und Ansiedlung von benthischen Larven anhand von Bivalvenlarven in einem Frontgebiet in der Nordsee. - Dipl.-Arb., Univ. Braunschweig, 136 pp..
- SELIGER, H.H., BOGGS, J.A., RIVKIN, R.B., BIGGLEY, W.H. & ASPDEN, K.R.H. (1982): The transport of oyster larvae in an estuary. - *Mar.Biol.* **71**: 57-72.
- SIGURDSON, J.B., TITMAN, C.W. & DAVIES, P.A. (1976): The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. - *Nature* **262**: 386-387.
- SMITH, C.R. & HESSLER, R.R. (1987): Colonization and succession in deep-sea ecosystems. - *Trends Ecol.Evol.* **2**(12): 359-363.
- SOUTHWARD, A.J. (1984): Fluctuations in the "indicator" chaetognaths *Sagitta elegans* and *Sagitta setosa* in the Western Channel. - *Oceanol.Acta* **7**(2): 229-239.
- STAR, J.L. & MULLIN, M.M. (1981): Zooplankton assemblages in three areas of the North Pacific as revealed by continuous horizontal transects. - *Deep Sea Res.* **28 A**: 1303-1322.
- STEINHAUSEN, D. & LANGER, K. (1977): Clusteranalyse. Einführung in Methoden und Verfahren der automatischen Klassifikation. - Walter de Gruyter & CO., Berlin, 206 pp..
- STRATHMANN, R.R. (1971): The feeding behaviour of planktotrophic echinoderm larvae: mechanisms, regulation and rates of suspension feeding. - *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* **6**: 109-160.
- STRIPP, K. (1969a): Das Verhältnis von Makrofauna und Meiofauna in den Sedimenten der Helgoländer Bucht. - *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* **12**: 143-148.
- STRIPP, K. (1969b): Jahreszeitliche Fluktuationen von Makrofauna und Meiofauna in der Helgoländer Bucht. - *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* **12**: 65-94.
- SWANSON, R.L., SINDERMAN, C.J. & HAN, G. (1979): Oxygen depletion and the future: an evaluation. - In: R.L. SWANSON & SINDERMAN, C.J. (Eds.): Oxygen depletion and associated benthic mortalities in New York Bight 1976. NOAA Prof.Pap. **11**: 335-345.
- TARAZONA, J., SALZWEDEL, H. & ARNTZ, W.E. (1988): Oscillations of macrobenthos in shallow waters of the Peruvian central coast induced by El Niño 1982-83. - *J.Mar.Res.* **46**: 593-611.
- THORSON, G. (1946): Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Öresund). - *Meddr.Kommn.Danm.Fisk.-og Havunders., Ser.Plankton* **4**: 523pp..
- THORSON, G. (1950): Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. - *Biol.Rev.* **25**(1): 1-45.
- THORSON, G. (1966): Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. - *Neth.J.Sea Res.* **3**(2): 267-293.
- THRUSH, S.F. & ROPER, D.S. (1988): Merits of macrofaunal colonization of intertidal mudflats for pollution monitoring: preliminary study. - *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* **116**: 219-233.

- TOWNSEND, D.W. & CAMMEN, L.M. (1988): Potential importance of the timing of spring plankton blooms to benthic-pelagic coupling and recruitment of juvenile demersal fishes. - Biol.Oceanogr. **5**: 215-229.
- TYLER, P.A. (1977): Seasonal variation and ecology of gametogenesis in the genus *Ophiura* (Ophiuroidea: Echinodermata) from the Bristol Channel.-J.Exp.Mar.Biol.Ecol.**30**:185-197.
- WATZIN, M.C. (1986): Larval settlement into marine soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. - J.Exp.Mar.Biol.Ecol. **98**: 65-113.
- WEBB, C.M. (1984): Seasonal variation and settlement of some marine benthic invertebrate larvae on sediments. - Diss., Univ. Wales, U.K., 272 pp..
- WEBB, C.M. (1987): Post-larval development of the bivalves *Nucula turgida*, *Venus striatula*, *Spisula subtruncata* and *S. ellyptica* (Mollusca: Bivalvia), (with reference to the late larva). - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **67**: 441-459.
- WEBB, J.E. (1969): Biologically significant properties of submerged marine sands. - Proc.R.Soc.Lond.Biol.Sci. **174**: 355-402.
- WEGNER, G. (1977): Zwei meteorologisch bedingte meereskundliche Besonderheiten in der südlichen Deutschen Bucht. - Seewart **38**(1): 6-12.
- WESTERNHAGEN, H.v., HICKEL, W., BAUERNFEIND, E., NIERMANN, U. & KRÖNCKE, I. (1986): Sources and effects of oxygen deficiencies in the South-Eastern North Sea. - Ophelia **26**: 457-473.
- WESTERNHAGEN, H.v., HICKEL, W., BAUERNFEIND, E. & NIERMANN, U. (1987): Sauerstoffdefizit in tiefen Rinnen der Deutschen Bucht: Ursachen und biologische Auswirkungen. - Abschlußbericht des BMFT-Projekt MFU 05384.
- WHITLATCH, R.B. & ZAJAC, R.N. (1985): Biotic interactions among estuarine infaunal opportunistic species. - Mar.Ecol.Prog.Ser. **21**: 299-311.
- WILSON, D.P. (1953): The settlement of *Ophelia bicornis* SAVIGNY. The 1951 experiments. - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **31**: 413-438.
- WILSON, D.P. (1968): The settlement behaviour of the larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **48**: 387-435.
- WILSON, D.P. (1982): The larval development of three species of *Magelona* (Polychaeta) from localities near Plymouth. - J.Mar.Biol.Ass.U.K. **62**: 385-401.
- WOODIN, S.A. (1976): Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. - J.Mar.Res. **34**(1): 25-41.
- WOODIN, S.A. (1985): Effects of defecation by arenicolid polychaete adults on spionid polychaete juveniles in field experiments: selective settlement or differential mortality. - J.Exp.Mar.Biol.Ecol. **87**: 119-132.
- WOODIN, S.A. (1986): Settlement of infauna: larval choice? - Bull.Mar.Sci. **39**(2): 401-407.

- ZAJAC, R.N. & WHITLATCH, R.B. (1982): Responses of estuarine infauna to disturbance. I. Spatial and temporal variation of initial recolonization., II. Spatial and temporal variation of succession. - *Mar.Ecol.Prog.Ser.* **10**: 1-27.
- ZAJAC, R.N. & WHITLATCH, R.B. (1985): A hierarchical approach to modelling soft-bottom successional dynamics. - In: P.E. GIBBS (Ed.): *Proc.19th European Mar.Biol.Symp.* 1984, pp. 265-276.
- ZIEGELMEIER, E. (1970): Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch "katastrophale" Umwelteinflüsse. - *Helgoländer Wiss.Meeresunters.* **21**: 9-20.
- ZIEGELMEIER, E. (1978): Macrobenthos investigations in the eastern part of the German Bight from 1950 to 1974. - *Rapp.P.-V.Réun.Cons.Int.Explor.Mer* **172**: 432-444.



H. ANHANG



Tab. A1. Datum und Probennummern der Planktonprobennahmen an den Vergleichsstationen (EUT, NE FPN) und an der Plattform (FPN) 1985 und 1986.

	EUT	NE FPN	FPN
Vertikalhol von	35-0 m	23-0 m	25-0 m
Datum			
17.04.85	12	22	
14.05.85			1
16.06.85			2
27.06.85	13	23	
16.07.85			3
07.08.85	14	24	
14.08.85			4
19.09.85			5
30.10.85			6
25.11.85	15	25	
06.03.86	16	26	
27.05.86	17	27	
15.06.86			7
22.06.86	18	28	
02.07.86			8
13.08.86	19	29	
17.08.86			9
07.09.86	20	30	
15.09.86			10
03.11.86			11
13.11.86	21	31	

Tab. A2. Benthosprobennahmen an den Vergleichsstationen, Datum der Probennahmen sowie Typ und Anzahl der Greifer und Unterproben.

v.V. = van Veen Backengreifer (0,1 m²)
 KG = Reineck Kastengreifer (0,017 m²)

EUT				NE FPN		
Datum	Greifer	Meio- stecher [cm ²]	Proben- nr.	Greifer	Meio- stecher [cm ²]	Proben- nr.
17.04.85				2x v.V.	1x 40	44
12.06.85	2x v.V.	1x 40	37	2x v.V.	1x 40	45
27.06.85	2x v.V.	1x 40	38	2x v.V.	1x 40	46
07.08.85	2x v.V.	2x 20	39,40	2x v.V.	2x 20	47,48
05.10.85	1x v.V.	1x 20	41	2x v.V.	2x 20	49,50
25.11.85	2x v.V.	2x 20	42,43	2x v.V.	2x 20	51,52
05.02.86	2x v.V.	2x 20	92,93	2x v.V.	2x 20	108,109
06.03.86	2x KG	2x 20	94,95	2x KG	2x 20	110,111
25.04.86	2x KG	2x 20	96,97	2x KG	2x 20	112,113
27.05.86	2x KG	2x 20	98,99	2x KG	2x 20	114,115
22.06.86	2x KG	2x 20	100,101	2x KG	2x 20	116,117
13.08.86	2x KG	2x 20	102,103	2x KG	2x 20	118,119
07.09.86	2x KG	2x 20	104,105	2x KG	2x 20	120,121
13.11.86	2x KG	2x 20	106,107	2x KG	2x 20	122,123

Tab A3. Temperatur, Salzgehalt und gelöster Sauerstoff gemessen an den Vergleichsstationen 1985 und 1986, O = in 5 m Wassertiefe und B = 5 m über Grund gemessen.

	EUT		W FPN		NE FPN	
	O	B	O	B	O	B
Temperatur (°C)						
17.04.85	5,8	5,5	4,3	3,8	4,1	4,0
12.06.85	12,4	7,4	12,2	7,0	12,3	7,0
27.06.85	13,8	9,9	13,6	9,5	12,1	9,7
07.08.85	15,8	15,6	15,7	15,6	15,4	15,3
06.03.86	1,1	2,1	0,9	1,3	0,4	0,4
27.05.86	8,6	7,3	8,3	7,9	8,6	8,5
22.06.86	11,9	9,1	10,8	10,7	11,2	11,1
13.08.86	16,3	15,6	16,3	14,9	16,5	15,3
07.09.86	15,6	15,6	15,5	15,5	15,3	15,3
13.11.86	11,1	11,1	10,9	10,9	10,9	10,9
Salzgehalt (‰)						
17.04.85	33,7	34,4	33,3	33,4	33,5	33,5
12.06.85	31,2	34,1	31,1	33,9	31,2	33,1
27.06.85	33,1	33,7	32,9	33,2	32,7	32,8
07.08.85	32,2	32,9	32,4	32,4	32,5	32,5
06.03.86	33,5	33,9	32,9	33,4	32,6	32,6
27.05.86	33,9	34,2	-	-	-	-
22.06.86	33,3	33,9	33,4	33,4	32,9	33,0
13.08.86	33,5	33,7	32,0	33,4	31,1	32,7
07.09.86	33,2	33,3	33,1	33,1	33,1	33,1
13.11.86	34,1	34,1	33,8	33,8	33,7	33,7
Sauerstoff (%)						
17.04.85	106,2	101,0	106,0	105,7	112,9	111,5
12.06.85	100,0	87,8	99,4	84,2	98,2	76,4
27.06.85	113,0	83,0	109,0	84,0	107,0	85,0
07.08.85	92,0	85,0	91,0	90,0	94,0	94,0
06.03.86	110,1	106,1	106,0	104,2	107,7	107,9
27.05.86	110,5	115,9	111,7	113,3	110,8	111,1
22.06.86	114,2	125,7	118,4	118,9	117,1	117,5
13.08.86	106,0	81,0	110,0	83,0	114,0	84,0
07.09.86	92,0	92,0	95,0	92,0	92,0	93,0
13.11.86	94,1	94,3	92,1	91,8	99,0	98,0

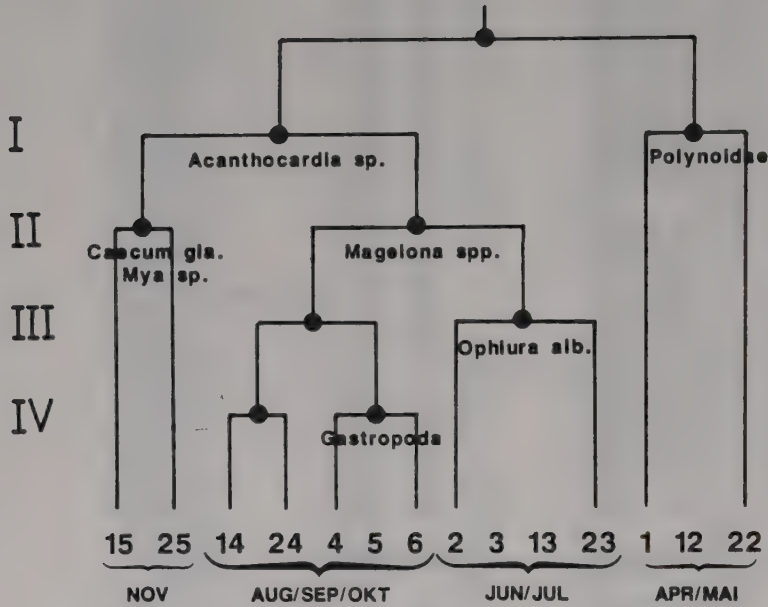
Tab. A4.

Vergleich der Benthosprobenpaare im Vorzeichen-Rang-Test von Wilcoxon,
* = H_0 wird abgelehnt bei $\alpha < 0,05$.

Exposition	Entnahme	Probennr.		α
15.04.85	14.05.85	1	2	0,4236
"	14.06.85	3	4	0,0001 *
"	24.06.85	6	7	0,2066
"	12.07.85	8	9	0,0053 *
"	19.09.85	12	13	0,1541
14.05.85	14.06.85	15	16	0,3613
14.05.85	24.06.85	18	19	0,7960
24.06.85	24.07.85	23	24	0,2485
12.07.85	15.08.85	27	28	0,0023 *
15.08.85	19.09.85	30	31	0,0002 *
19.09.85	30.10.85	33	34	0,0039 *
30.10.85	10.12.85	35	36	0,1698
21.04.86	07.05.86	58	59	0,2733
"	16.06.86	60	61	0,0665
"	24.07.86	62	63	0,0054 *
"	15.09.86	66	67	0,0806
"	03.11.86	68	69	0,3202
"	11.12.86	70	71	0,2311
10.12.86	26.03.86			0,0296 *
07.05.86	16.06.86	72	73	0,0131 *
16.06.86	24.07.86	76	77	0,0361 *
18.08.86	15.09.86	88	89	0,0597
06.08.86	03.11.86	86	87	0,9483
18.08.86	11.12.86	90	91	0,4209
Station	Datum	Probennr.		α
EUT	07.08.85	39	40	0,0003 *
"	25.11.85	42	43	0,0021 *
"	05.02.86	92	93	0,5540
"	06.03.86	94	95	0,3465
"	25.04.86	96	97	0,2361
"	27.05.86	98	99	0,0158 *
"	22.06.86	100	101	0,8888
"	13.08.86	102	103	0,1507
"	07.09.86	104	105	0,0009 *
"	13.11.86	106	107	0,7064
NE FPN	07.08.85	47	48	0,9087
"	05.10.85	49	50	0,4631
"	27.11.85	51	52	0,0826
"	05.02.86	108	109	0,1925
"	06.03.86	110	111	0,2733
"	25.04.86	112	113	0,3711
"	27.05.86	114	115	0,2489
"	22.06.86	116	117	0,7893
"	13.08.86	118	119	0,1534
"	07.09.86	120	121	0,9165
"	13.11.86	122	123	0,0735

MEROPLANKTON

1985



1986

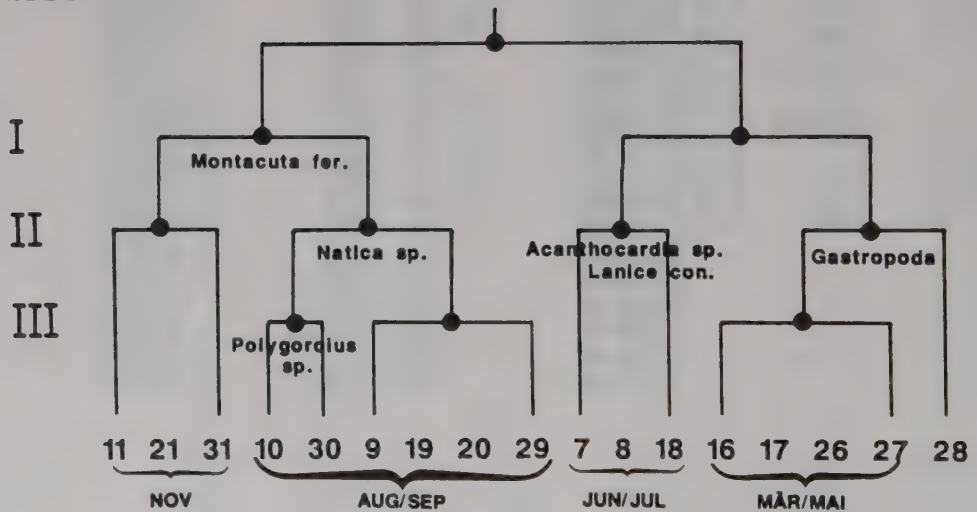
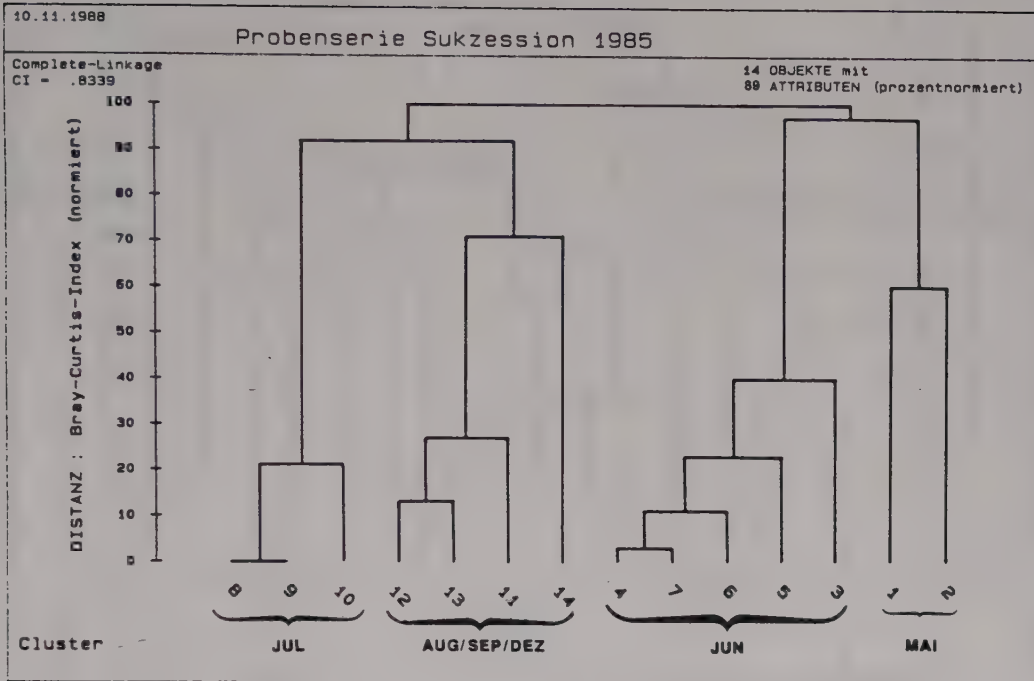


Abb. A1. Ergebnisse der TWINSPLAN-Analyse für die Meroplanktonproben 1985 und 1986. Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte sind in den Dendrogrammen mit angegeben.

a.



b.

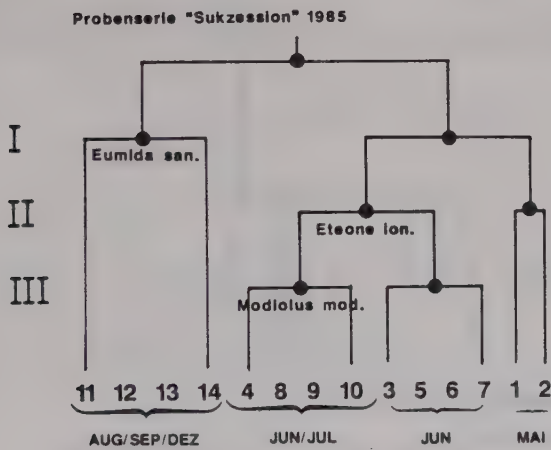
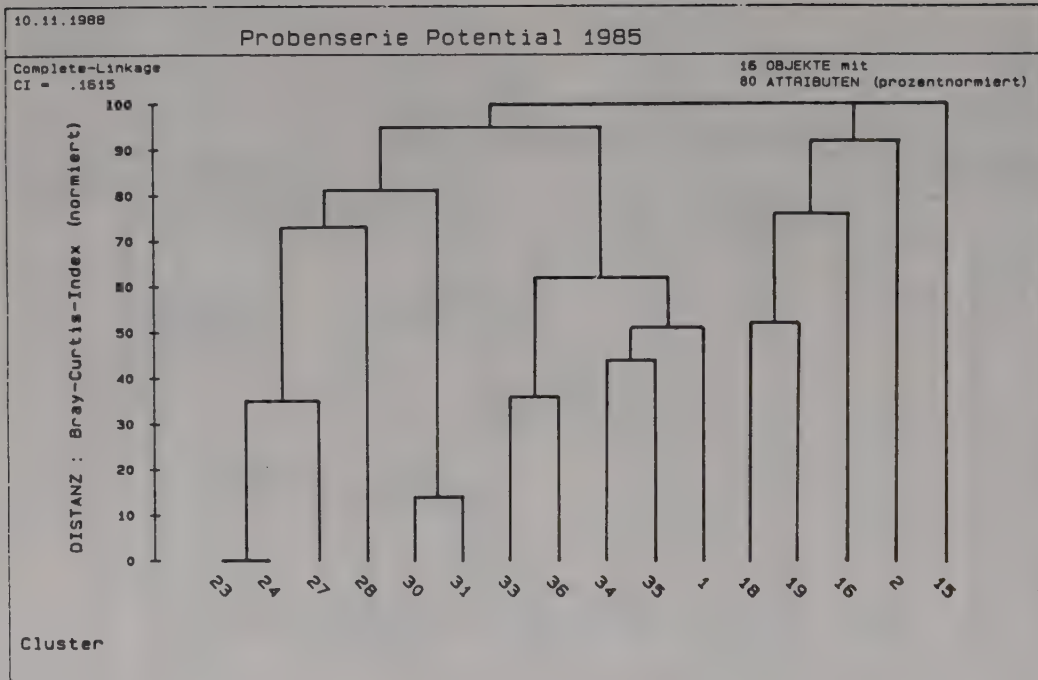


Abb. A2.

Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Benthosproben der Serie "Sukzession" 1985 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.

a.



b.

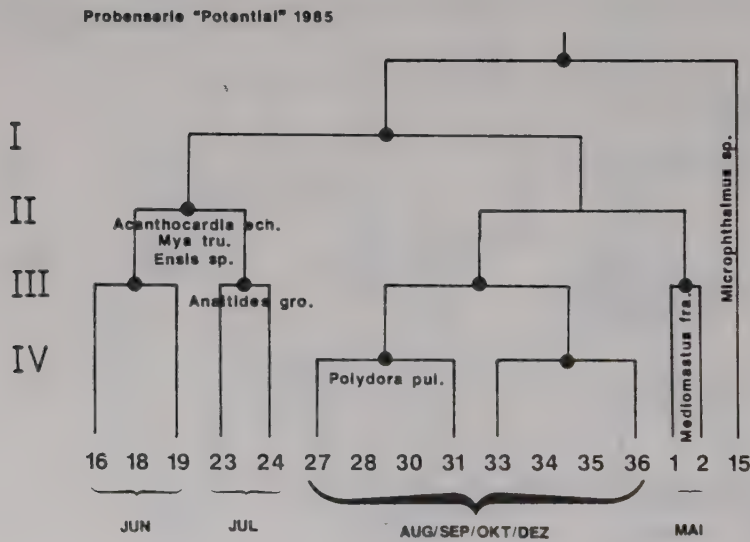
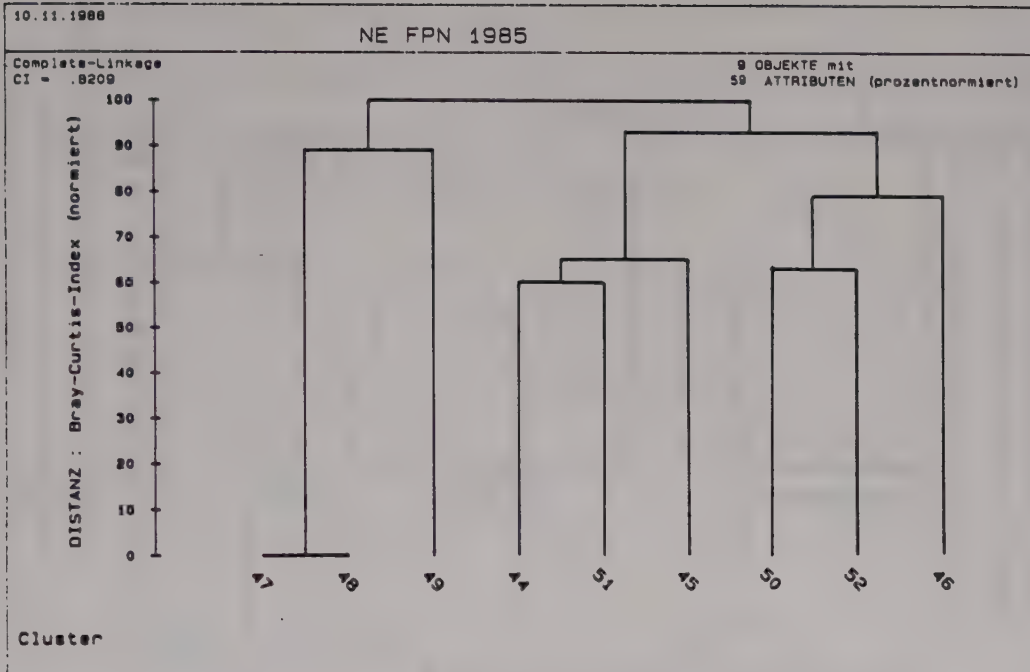


Abb. A3.

Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Benthosproben der Serie "Potential"1985 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.

a.



b.

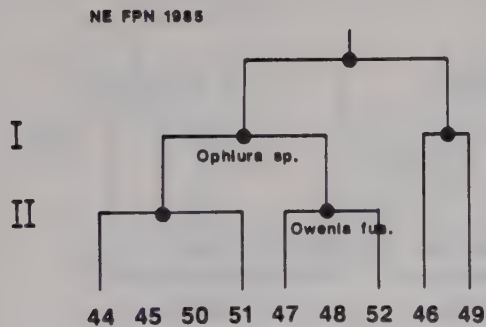
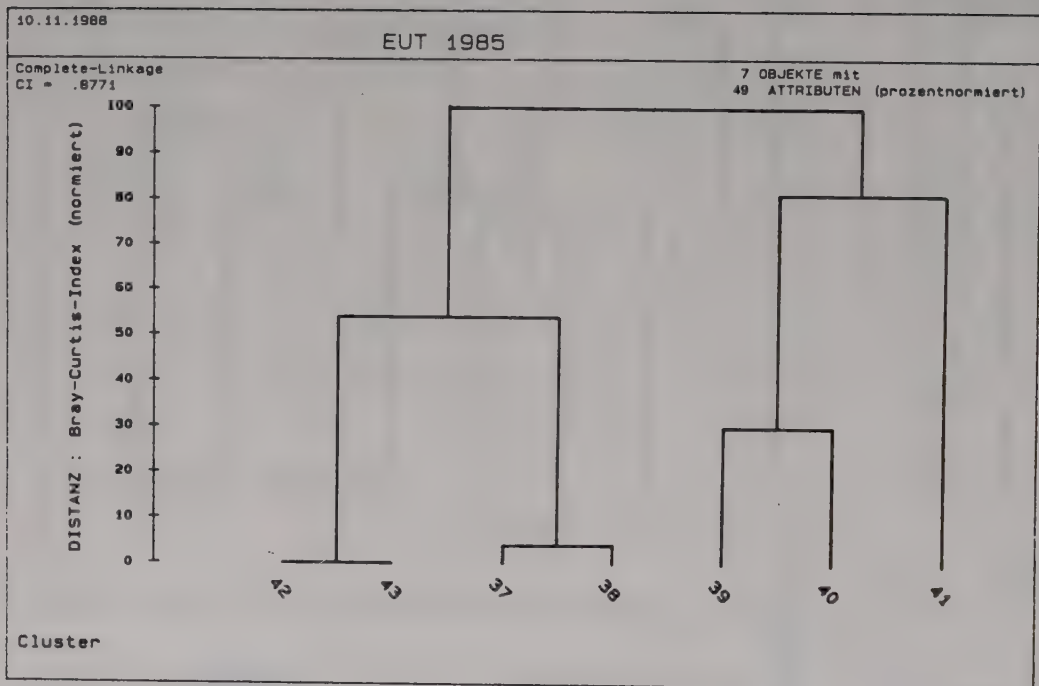


Abb. A4. Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Benthosproben der Station NE FPN 1985 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.

a.



b.

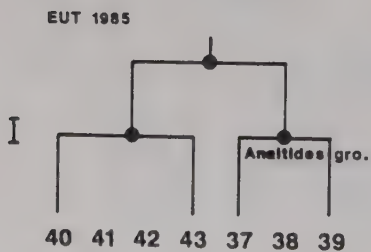
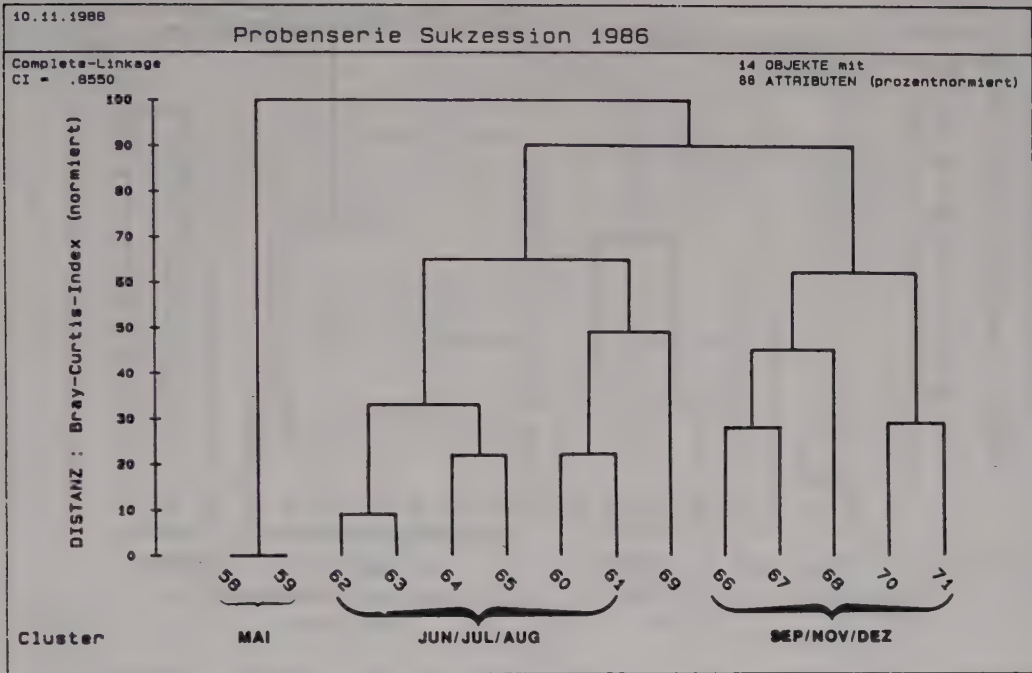


Abb. A5.

Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Benthosproben der Station EUT 1985 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.

a.



b.

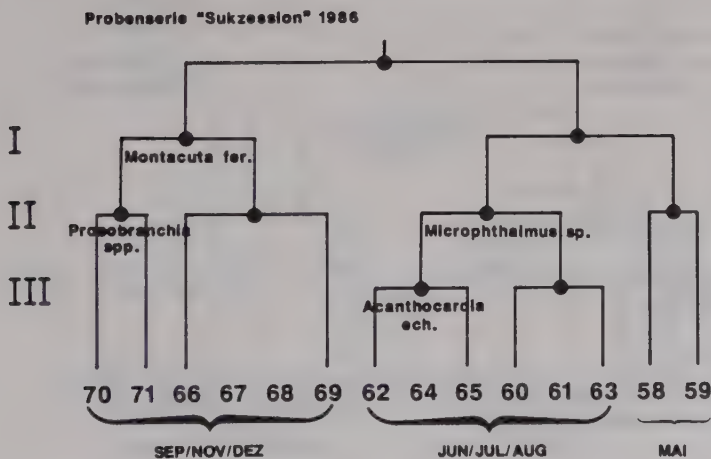
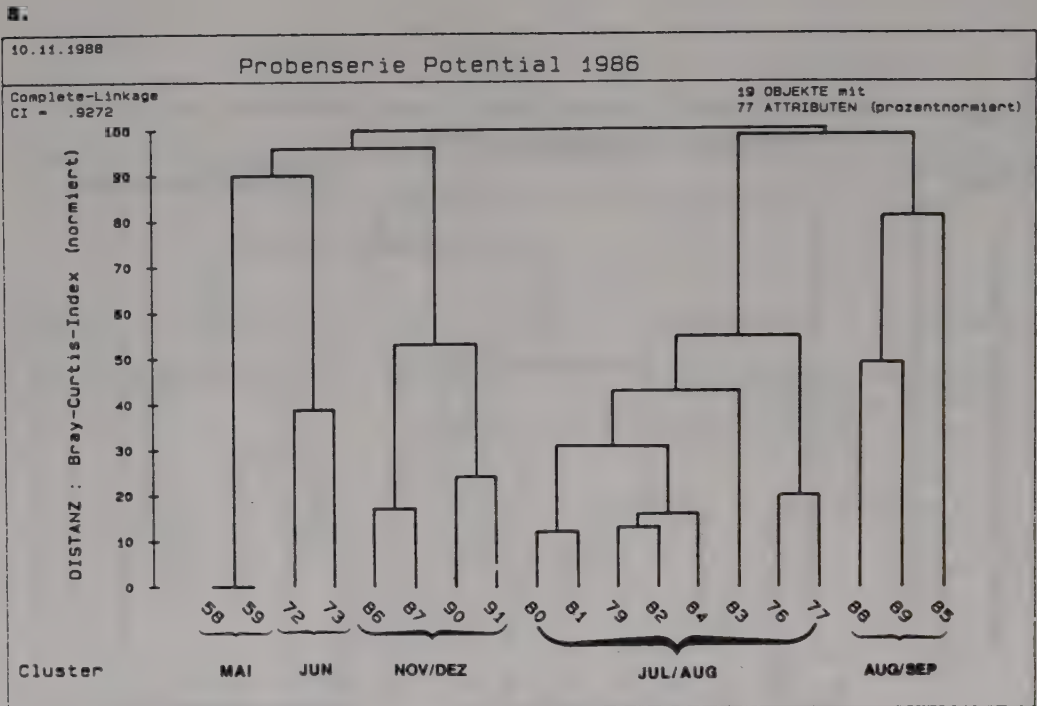


Abb. A6. Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Proben der Serie "Sukzession" 1986 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.



b.

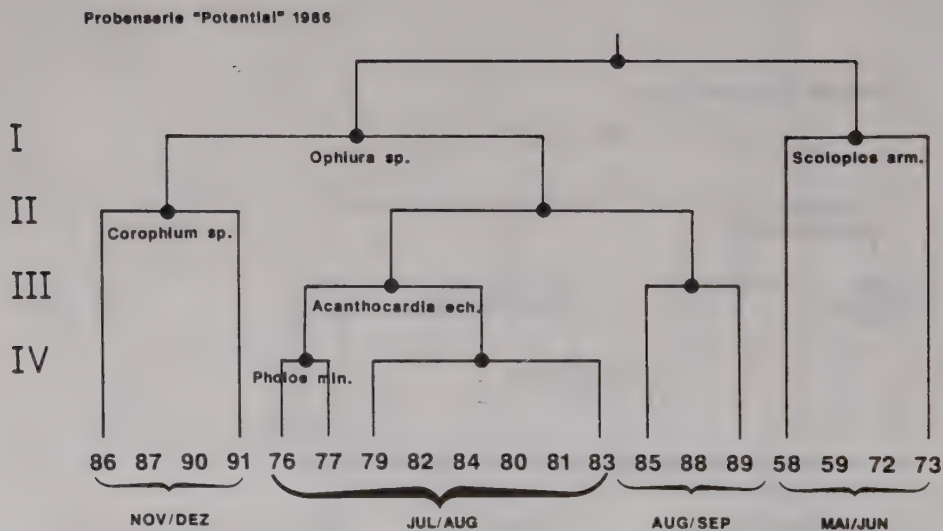
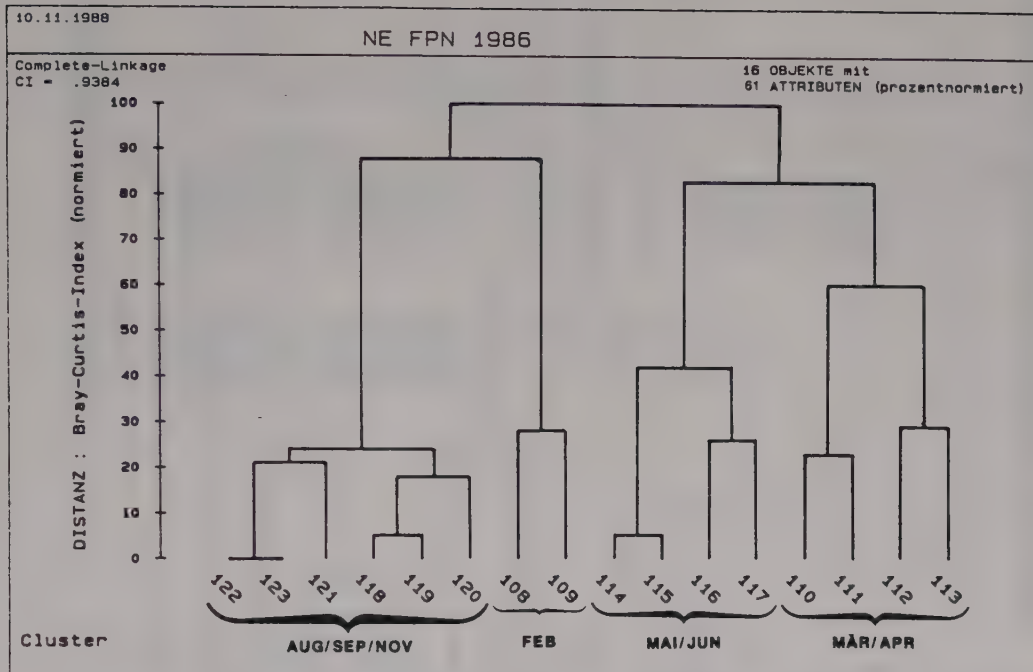


Abb. A7. Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Proben der Serie "Potential" 1986 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.

a.



b.

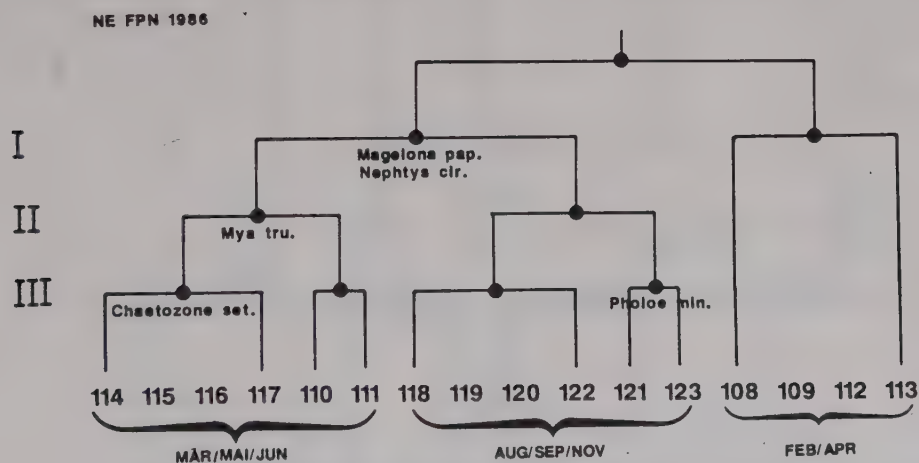
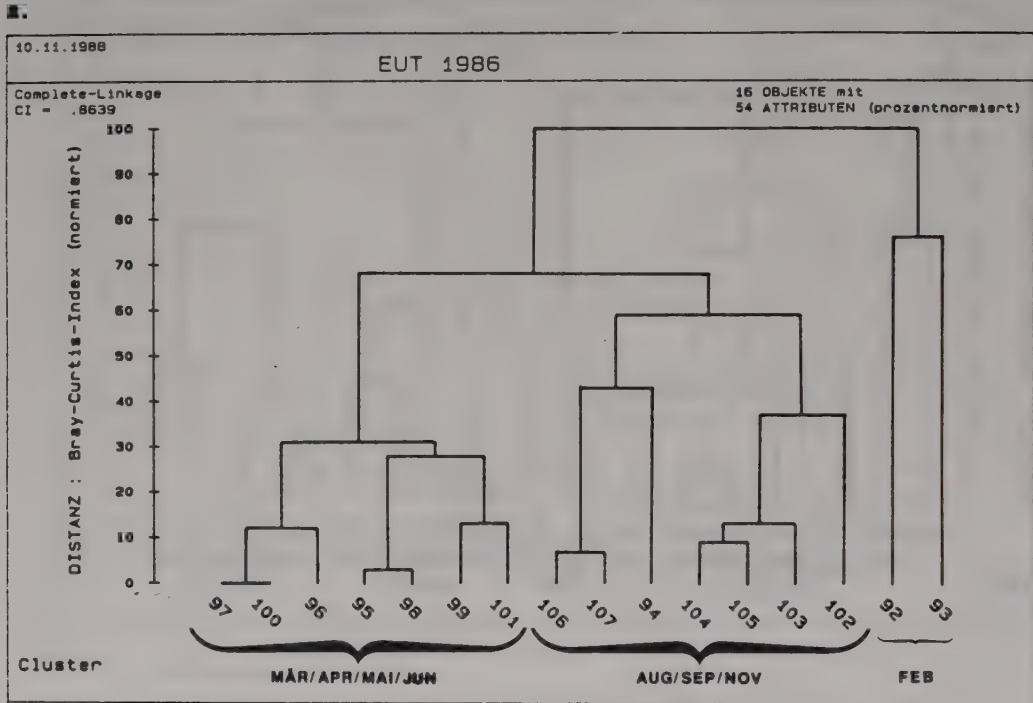


Abb. A8. Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Benthosproben der Station NE FPN 1986 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.



b.

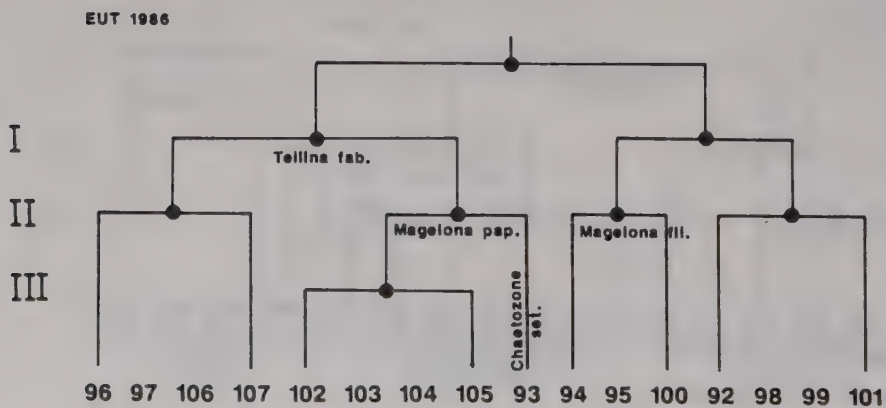


Abb. A9.

Ergebnisse der Clusteranalyse (a) und der TWINSpan-Analyse (b) für die Benthosproben der Station EUT 1986 (Erläuterungen zu den Dendrogrammen s. Kap.D.5.3.). Die Indikatorarten der einzelnen Teilungsschritte der TWINSpan-Analyse sind im unteren Dendrogramm mit angegeben.

Abra alba

Probenserie "SUKZESSION"

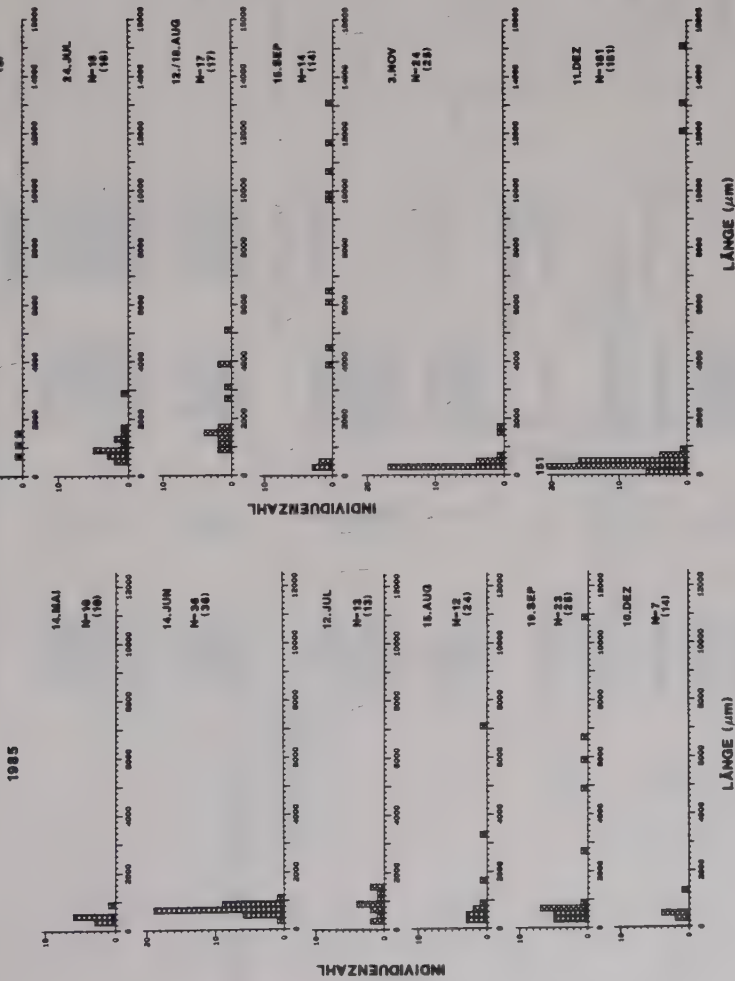


Abb. A10. Längenhäufigkeitsverteilungen der Postlarven/Juvenilen von *Abra alba* in der Probenserie "SukzeSSION" 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere, (N) = Individuenzahl pro 40 cm².

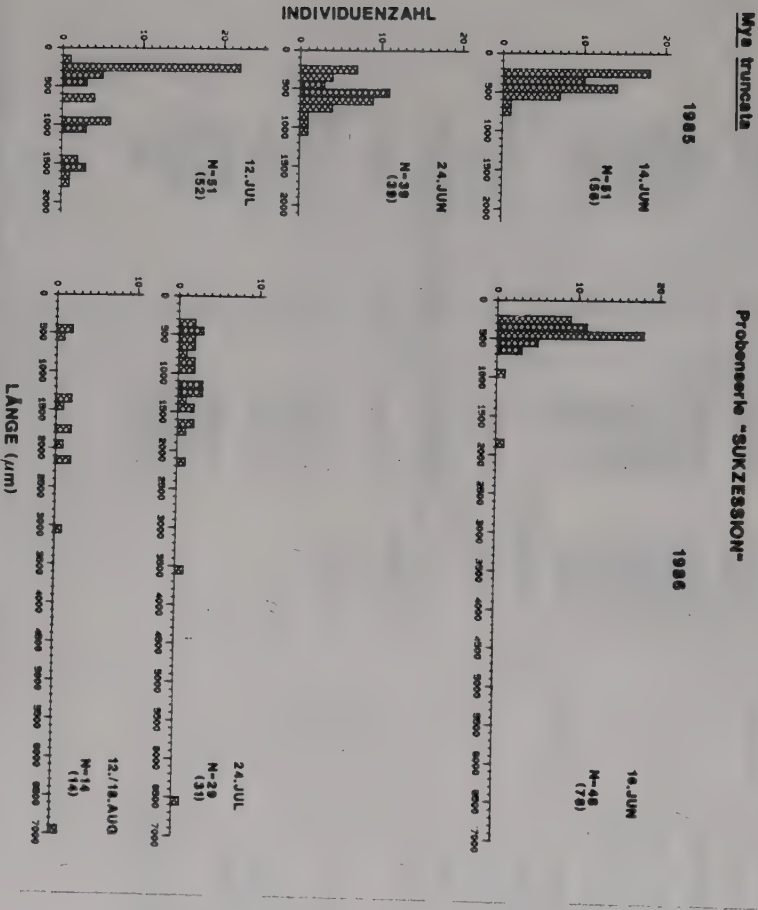
Tab. A5.

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
15.04.85	14.05.85	10	225-800
14.05.85	24.06.85	4	600-800
24.06.85	24.07.85	11	300-1050
12.07.85	15.08.85	12	350-875
15.08.85	19.09.85	7	300-1350
19.09.85	30.10.85	8	300-350
30.10.85	10.12.85	9	300-550
21.04.86	07.05.86	1	375
07.05.86	16.06.86	2	450/1100
16.06.86	24.07.86	6	700-1700
24.07.86	06.08.86	1	1350
18.08.86	15.09.86	1	200
06.08.86	03.11.86	27	300-4300
18.08.86	11.12.86	49	300-2000
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	46	275-1500
NE FPN			
	05.02.86	8	375-525
EUT			
	12.06.85	3	750-1300
	27.06.85	4	650-1150
	07.08.85	1	1100
	25.11.85	2	300/350
	06.03.86	2	325/375
	25.04.86	10	375-900
	27.05.86	4	500-900
	22.06.86	1	1200
	13.11.86	1	500

Schalenlängen der Postlarven/Juvenilen von *Abra alba* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A10).

Abb. A11.

Längenhäufigkeitsverteilungen der Postlarven/Juvenilen von *Mya truncata* in der Probenserie "Sukzession" 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere, (N) = Individuenzahl pro 40 cm².



Tab. A6.

Schalenlängen der Postlarven/Juvenilen von *Mya truncata* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A11).

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
15.04.85	14.05.85	1	250
14.05.85	24.06.85	6	250-875
24.06.85	24.07.85	19	250-525
12.07.85	15.08.85	3	4300-7300
15.08.85	19.09.85	1	400
30.10.85	10.12.85	3	225-300
21.04.86	07.05.86	1	725
07.05.86	16.06.86	12	275-525
24.07.86	06.08.86	(1)	1575
18.08.86	15.09.86	3	200-225
"Sukzession"			
15.04.85	14.05.85	1	250
"	20.06.85	(12)	450-650
"	24.07.85	(2)	550
"	19.09.85	(3)	450-800
"	10.12.85	(2)	1450
21.04.86	07.05.86	1	725
"	15.09.86	3	200-225
"	03.11.86	1	900
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	97	275-825
Probennahme			
NE FPN	27.06.85	5	300-500
	06.03.86	4	300-1000
	25.04.86	1	450
	27.05.86	13	200-275
	22.06.86	3	300-375
EUT	22.06.86	1	350

Probenserie "Sukzession"

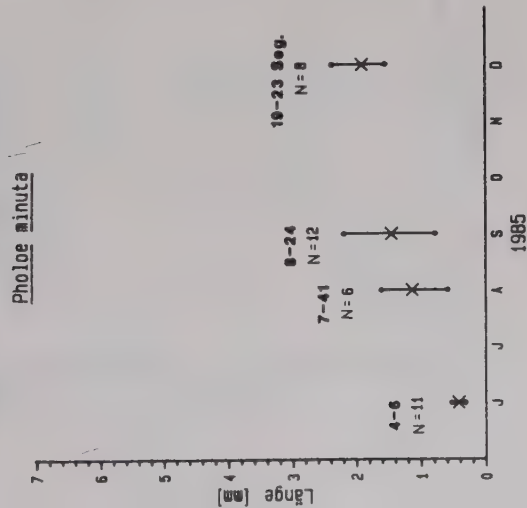


Abb. A12. Körpergröße und Segmentzahl der Postlarven/Juvenilen von *Pholoe minuta* in der Probenserie "Sukzession" 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere; dargestellt sind die Mittel- und Extremwerte der Körpergröße.

Tab. A7.

Anzahl der Segmente der Postlarven/Juvenilen von *Pholoe minuta* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A12).

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Segmentzahl
"Potential"			
24.06.85	24.07.85	2	6/16
12.07.85	15.08.85	6	9-18
15.08.85	19.09.85	9	12-19
19.09.85	30.10.85	1	13
30.10.85	10.12.85	2	18/20
07.05.86	16.06.86	31	4-7
16.06.86	24.07.86	8	4-13
06.08.86	03.11.86	4	16-21
18.08.86	11.12.86	7	14-26
Probennahme			
Ind./40cm ²		Segmentzahl	
NE FPN			
07.08.85	5	13-24	
06.03.86	4	24-28	
25.04.86	2	18/22	
27.05.86	10	4-5	
07.09.86	1	20	
13.11.86	(1)	32	
EUT			
27.06.85	2	10-29	
25.11.85	1	4	
05.02.86	3	25-29	
27.05.86	5	3-4	
22.06.86	5	6	
13.08.86	3	11-15	
07.09.86	2	18/20	
13.11.86	6	25-31	

Probenserie "Sukzession"

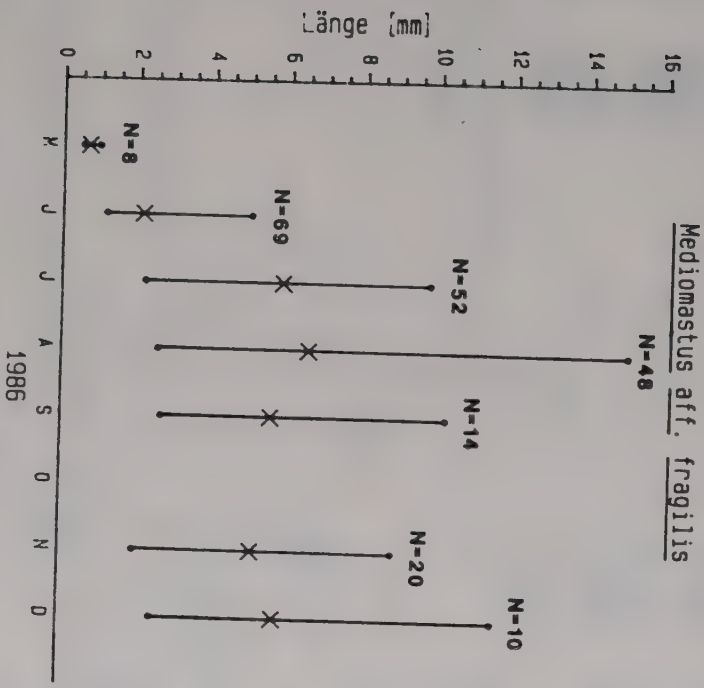
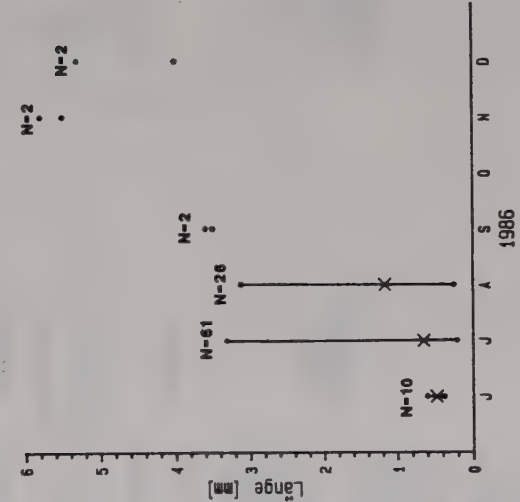
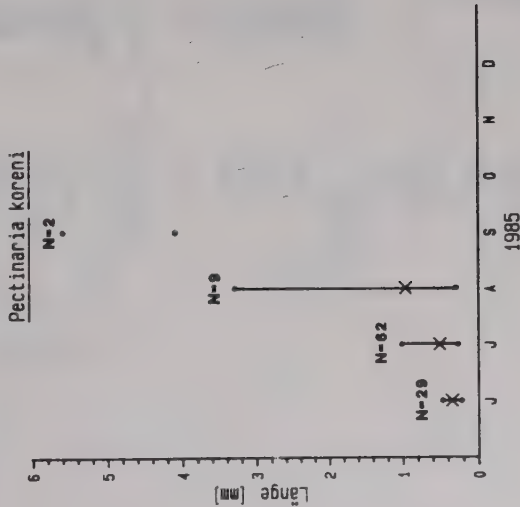


Abb. A13. Körpergröße und Segmentzahl der Postlarven/Juvenilen von *Mediomastus* aff. *fragilis* in der Probenserie "Sukzession" 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere; dargestellt sind die Mittel- und Extremwerte der Körpergröße.

Probenserie "Sukzession"



Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Breite der Kopfplatte [µm]
"Potential"			
14.05.85	24.06.85	2	300
24.06.85	24.07.85	12	225-900
12.07.85	15.08.85	3	275-375
15.08.85	19.09.85	1	325
07.05.86	16.06.86	2	650
16.06.86	24.07.86	17	250-700
24.07.86	06.08.86	(2)	450/1000
NE FPN			
12.06.85	12.06.85	2	425
07.08.85	07.08.85	2	1100/1350
13.08.85	13.08.85	(2)	425-1050
07.09.86	07.09.86	1	2300
EUT			
12.06.85	12.06.85	5	300-350
27.06.85	27.06.85	8	275-375
27.05.86	27.05.86	2	300
22.06.86	22.06.86	2	375
07.09.86	07.09.86	1	600

Abb. A14. Breite der Kopfplatte der Postlarven/Juvenilen von *Pectinaria koreni* in der Probenserie "Sukzession" 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere; dargestellt sind die Mittel- und Extremwerte der Körpergröße.

Tab. A8. Breite der Kopfplatte der Postlarven/Juvenilen von *Pectinaria koreni* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A14).

Probenserie "Sukzession"

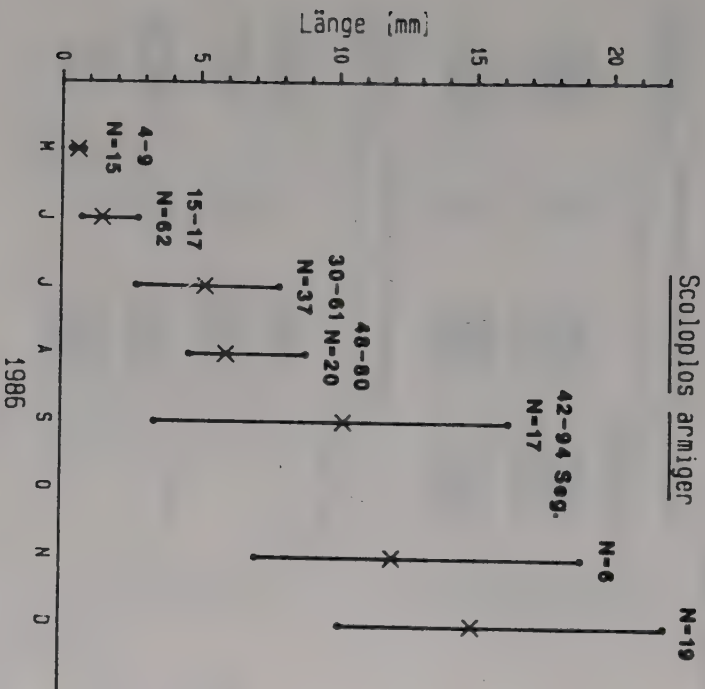


Abb. A15. Körpergröße und Segmentzahl der Postlarven/Juvenilen von *Scoloplos armiger* in der Probenserie "Sukzession" 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere; dargestellt sind Mittel- und Extremwerte der Körpergröße.

Exposition	Entnahme	Ind./40cm²	Segmentzahl
"Potential"			
24.06.85	24.07.85	1	7
21.04.86	07.05.86	15	4-9
07.05.86	16.06.86	5	6-16
16.06.86	24.07.86	1	40

"Sukzession"			
15.04.85	14.06.85	4	12-20

NE FPN	Probennahme	Ind./40cm²	Segmentzahl
27.06.85	27.06.85	1	20
	27.05.86	34	5-12
	22.06.86	9	15-20
	13.08.86	(13)	34-72
	07.09.86	12	21-78
	13.11.86	(1)	>39
EUT			
	12.06.85	1	17
	27.06.85	1	26
	07.08.85	1	30
	05.10.85	(4)	>29->43
	25.11.85	2	20-50
	05.02.86	1	25
	27.05.86	1	10
	22.06.86	2	22-26
	13.11.86	2	>55/>67

Tab. A9. Anzahl der Segmente der Postlarven/Juvenilen von *Scoloplos armiger* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A15).

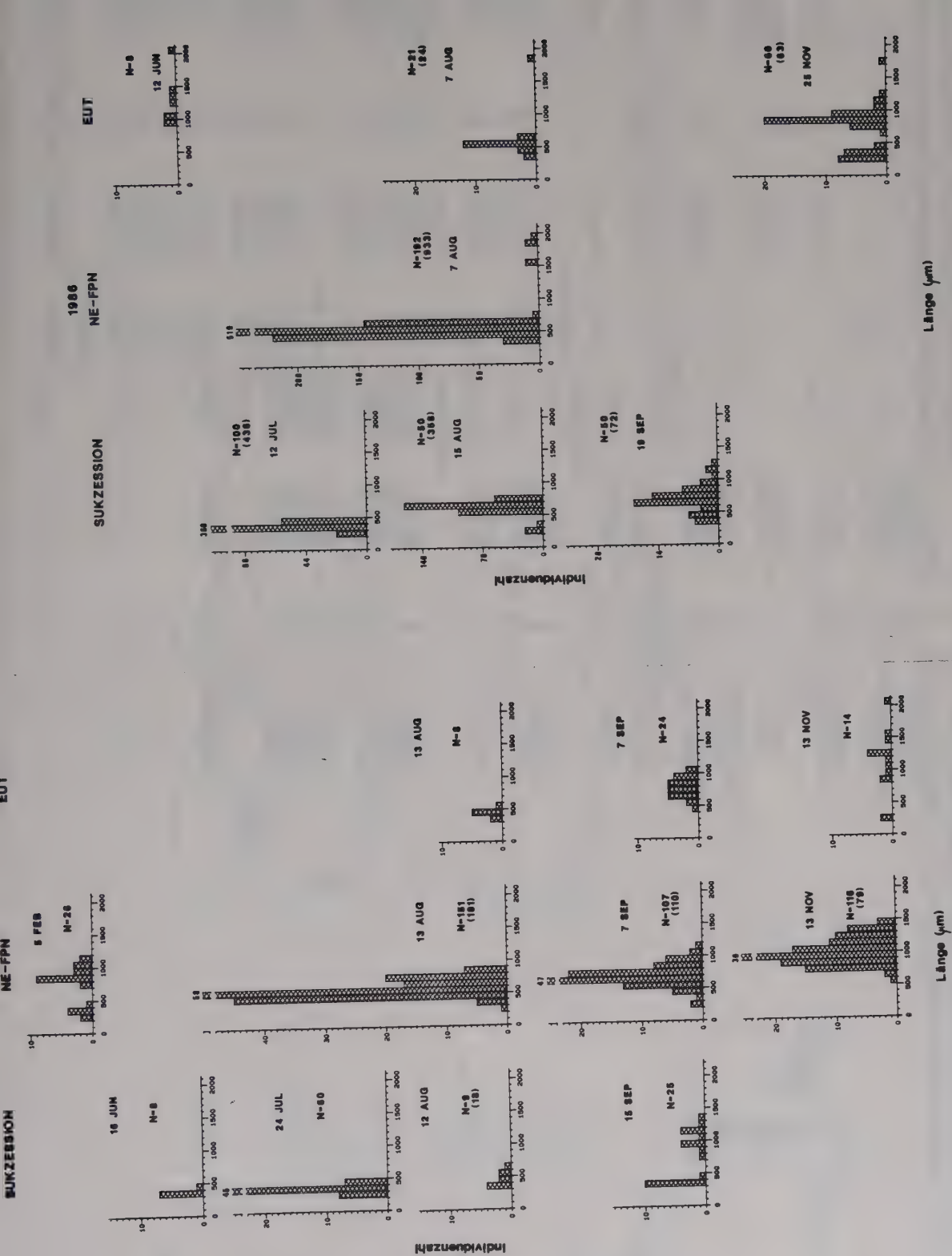


Abb. A16. Längenhäufigkeitsverteilungen der Postlarven/Juvenilen von *Tellina fabula* in der Probenserie "Sukzession" und an beiden Vergleichstationen 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere, (N) = Anzahl der Individuen pro 40 cm².

Exposition	Entnahme	Ind/40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
15.04.85	14.05.85	1	1000
24.06.85	24.07.85	498	325-550
12.07.85	15.08.85	91	400-850
15.08.85	19.09.85	12	350-900
30.10.85	10.12.85	(1)	825
16.06.86	24.07.86	62	300-425
24.07.86	06.08.86	(39)	250-550
06.08.86	03.11.86	2	1200/1300
18.08.86	11.12.86	2	1200/1500
"Sukzession"			
15.04.85	14.05.85	1	1000
	14.06.85	7	375-1400
21.04.86	18.08.86	(4)	575-775
"	03.11.86	2	1800/2000
"	11.12.86	2	1800/2200
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	2	400/775
NE FPN			
Probenahme		Ind/40cm ²	Größe [µm]
12.06.85	3	1300/1450/6000	
27.06.85	1	375	
05.10.85	4	650-1700	
27.11.85	3	2100/2100/2500	
06.03.86	1	950	
25.04.86	1	2200	
EUT			
27.06.85	3	1100/1250/1300	
05.10.85	(4)	825-1000	
05.01.86	2	1000/1700	
06.03.86	4	700/850/1100/2400	
25.04.86	11	850-1200	
27.05.86	3	375/850/1400	

Tab.A10. Schalenlängen der Postlarven/Juvenilen von *Tellina fabula* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A16).

Venus aff. striatula

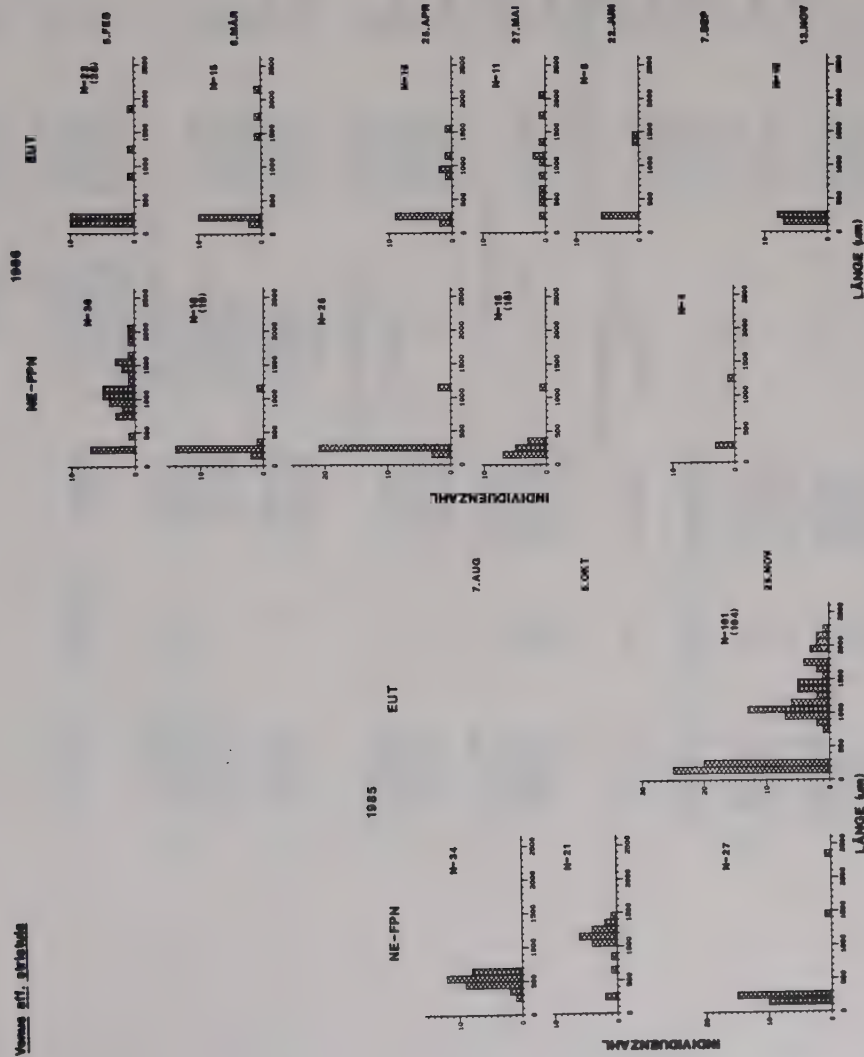


Abb. A17. Längenhäufigkeitsverteilungen der Postlarven/Juvenilen von *Venus* aff. *striatula* an den Vergleichsstationen 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere, (N) = Anzahl der Individuen pro 40 cm².

Tab. A11. Schalenlänge der Postlarven/Juvenilen von *Venus* aff. *striatula* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A17).

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
15.04.85	14.05.85	6	300-400
14.05.85	24.06.85	8	175-300
24.06.85	24.07.85	33	225-450
12.07.85	15.08.85	5	175-275
15.08.85	19.09.85	10	175-450
19.09.85	30.10.85	37	200-250
30.10.85	10.12.85	53	200-300
21.04.86	07.05.86	62	150-225
24.07.86	06.08.86	(2)	250-300
06.08.86	03.11.86	20	175-250
18.08.86	11.12.86	5	225-250
"Sukzession"			
15.04.85	14.05.85	6	300-400
"	14.06.85	22	175-250
"	24.06.85	4	225-275
"	12.07.85	100	175-300
"	24.07.85	(10)	250-275
"	15.08.85	(6)	275/275/600
"	19.09.85	14	225-450
21.04.86	07.05.86	62	150-225
"	16.06.86	1	250
"	18.08.86	(2)	750
"	03.11.86	10	200-225
"	11.12.86	3	150-225
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	6	225-375
Probennahme			
NE FPN	22.06.86	4	225-525
	13.08.86	(2)	300-450
EUT			
	27.06.85	3	200/275/2850
	07.08.85	3	300/550/600
	05.10.85	(6)	500-1150
	13.08.86	2	250
	07.09.86	2	850/2700

Nucula aff. nitidosa
EUT

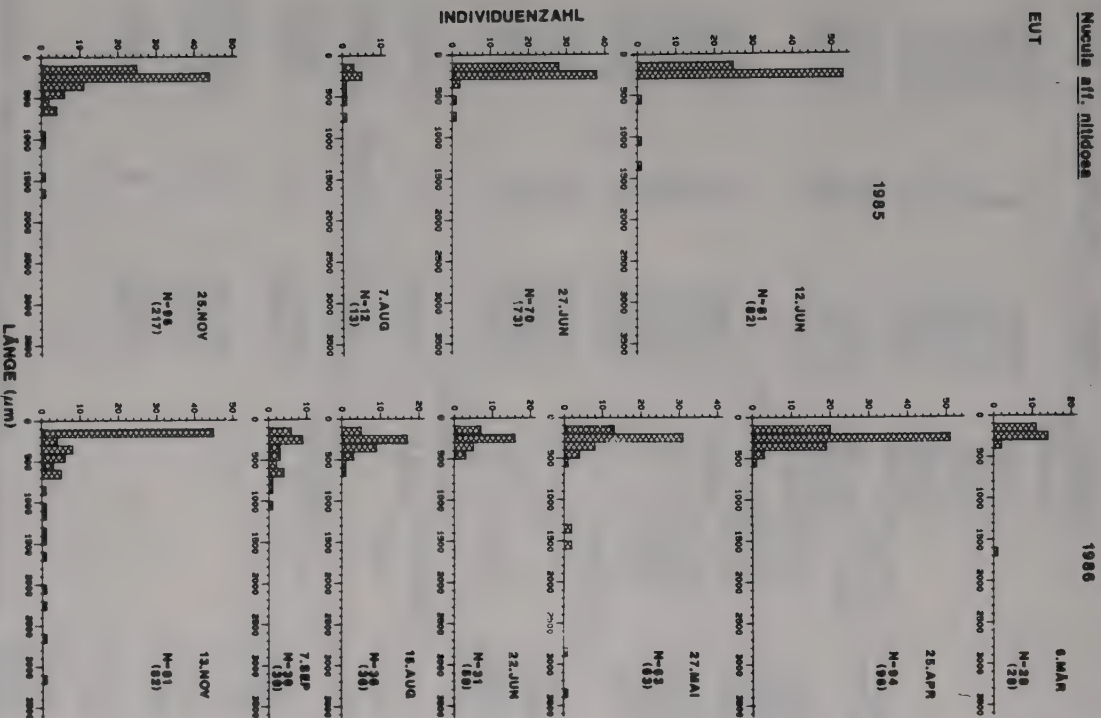


Abb. A18. Längenhäufigkeitsverteilungen der Postlarven/Juvenilien von *Nucula* aff. *nitidosa* an der Station EUT 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere, (N) = Anzahl der Individuen pro 40 cm².

Tab. A12. Schalenlängen der Postlarven/Juvenilien von *Nucula* aff. *nitidosa* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A18).

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
15.04.85	14.05.85	6	250-375
24.06.85	24.07.85	1	225
15.08.85	19.09.85	4	200-375
19.09.85	30.10.85	4	200-375
30.10.85	10.12.85	7	200-250
16.06.86	24.07.86	1	300
06.08.86	03.11.86	58	175-350
18.08.86	11.12.86	24	175-300
"Sukzession"			
15.04.85	14.05.85	6	250-375
"	14.06.85	8	200-225
"	12.07.85	2	175/200
"	19.09.85	18	175-275
"	16.06.86	7	200-225
"	24.07.86	2	200
"	15.09.86	6	175-225
"	03.11.86	22	150-550
"	11.12.86	22	150-525
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	34	175-375
NE FPN			
Probenahme		Ind./40cm ²	Größe [µm]
07.06.85	2	225/325	
05.10.85	4	200-225	
27.11.85	5	200-225	
05.02.86	69	150-3200	
06.03.86	2	200-225	
13.08.86	(1)	225	
13.11.86	(3)	275-550	

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
15.04.85	14.05.85	5	225-550
24.06.85	24.07.85	12	400-1150
19.09.85	30.10.85	1	375
30.10.85	10.12.85	5	325-350
21.04.86	07.05.86	2	275
24.07.86	06.08.86	(2)	275/375
18.08.86	15.09.86	1	350
06.08.86	03.11.86	7	300-350
18.08.86	11.12.86	11	250-350
"Sukzession"			
15.04.85	14.05.85	5	225-550
"	14.06.85	4	300-350
"	12.07.85	62	200-575
"	24.07.85	(4)	325-400
"	15.08.85	(14)	225-300
"	19.09.85	10	300-750
"	10.12.85	(2)	375
21.04.86	07.05.86	2	275
"	16.06.86	1	275
"	12.08.86	(2)	2000
"	15.09.86	12	200-400
"	03.11.86	16	225-400
"	11.12.86	65	175-325
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	3	325-500
NE FPN			
	17.04.85	2	325/600
	12.06.85	25	250-1400
	27.06.85	2	975/1000
	07.08.85	4	375/2500-5400
	05.10.85	2	275-325
	27.11.85	2	300
	13.11.86	(1)	325
EUT			
	27.06.85	1	375
	07.08.85	2	650/1500
	25.11.85	2	275/300
	05.02.86	1	375
	13.11.86	1	275

Tab. A13. Schalenlängen der Postlarven/Juvenilen von *Spisula subtruncata* in den Benthosproben.

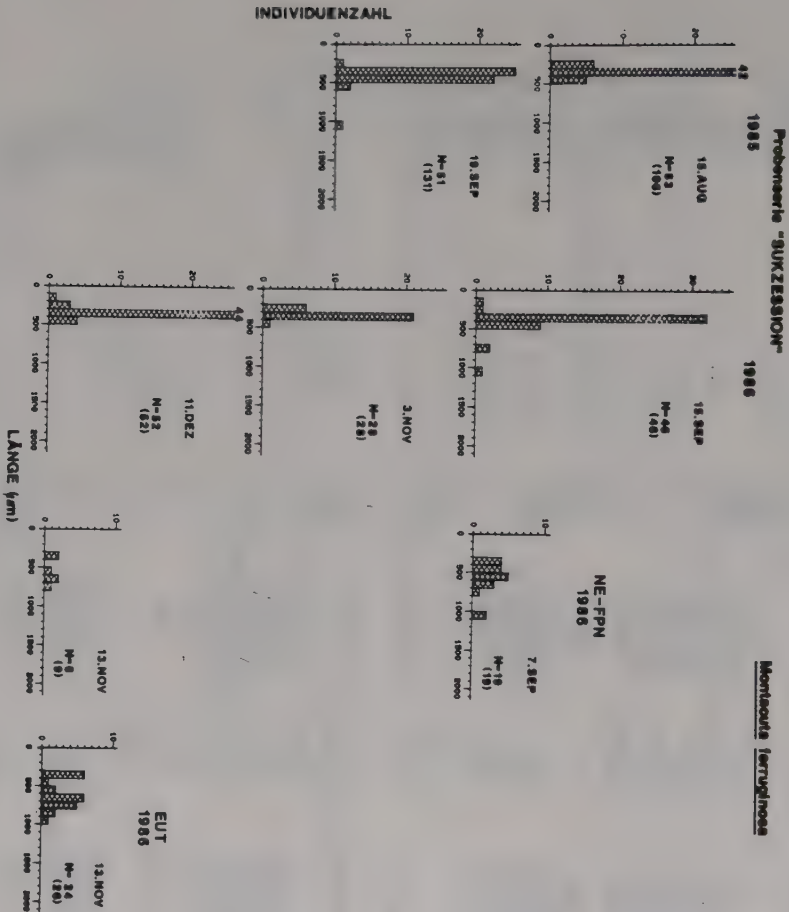


Abb. A19. Längenhäufigkeitsverteilungen der Postlarven/Juvenilen von *Montacuta ferruginosa* in der Probenreihe "Sukzession" 1985 und an den Vergleichsstationen. N = Anzahl der gemessenen Tiere, (N) = Anzahl der Individuen pro 40 cm².

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
24.06.85	24.07.85	15	250-450
12.07.85	15.08.85	5	225-425
15.08.85	19.09.85	35	325-450
19.09.85	30.10.85	3	400-425
30.10.85	10.12.85	8	325-425
16.06.86	24.07.86	1	375
24.07.86	06.08.86	(2)	350-400
06.08.86	03.11.86	24	350-400
18.08.86	11.12.86	41	275-425
"Sukzession"			
15.04.85	24.07.85	(8)	425-450
21.04.86	18.08.86	(2)	425
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	6	225-400
NE FPN			
Probenahme		Ind./40cm ²	Größe [µm]
07.08.85		5	375-425
05.10.85		3	375-575
27.11.85		2	375-850
13.08.86		(1)	375
EUT			
25.11.85		3	400
13.08.86		1	375
07.09.86		2	375/525

Tab. A14. Schalenlängen der Postlarven/Juvenilen von *Montacuta ferruginosa* in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A19).

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
24.06.85	24.07.85	38	425-1100
16.06.86	24.07.86	32	425-2050
24.07.86	06.08.86	(18)	375-1350
06.08.86	18.08.86	2	350
"Sukzession"			
15.04.85	12.07.85	88	500-1250
"	24.07.85	(28)	500-2000
"	15.08.85	(92)	375-1350
21.04.86	24.07.86	28	650-1400
"	12.08.86	(100)	400-3600
"	18.08.86	(50)	450-900
"	15.09.86	1	7000
Probenahme			
		Ind./40cm ²	Größe [µm]
NE FPN	07.08.85	118	375-2000
	13.08.86	(26)	400-2000
	07.09.86	2	850
EUT	27.06.85	20	500-750
	07.08.85	48	375-875
	22.06.86	1	500
	13.08.86	21	450-2000

Tab. A15. Körperlängen der Postlarven/Juvenilen von *Echinocardium cordatum* in den Benthosproben.

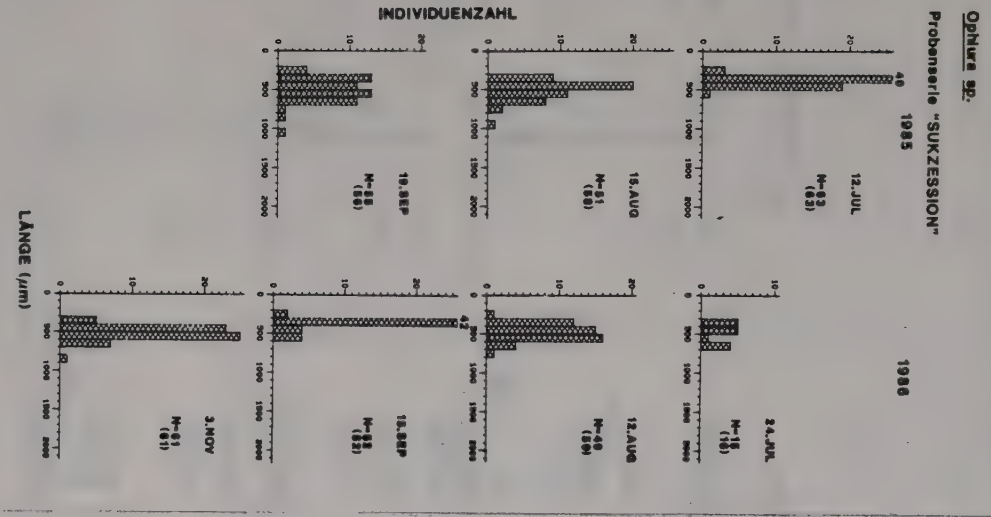


Abb. A20. Körperscheibendurchmesser der Postlarven/Juvenilen von *Ophiura* sp. in der Probenserie "Sukzession" 1985 und 1986. N = Anzahl der gemessenen Tiere, (N) = Anzahl der Individuen pro 40 cm².

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Größe [µm]
"Potential"			
14.05.85	24.06.85	1	375
24.06.85	24.07.85	194	250-675
12.07.85	15.08.85	112	300-950
15.08.85	19.09.85	47	325-900
19.09.85	30.10.85	6	250-1445
16.06.86	24.07.86	16	350-750
24.07.86	06.08.86	(17)	250-1700
06.08.86	18.08.86	(2)	775/775
18.08.86	15.09.86	14	375-500
06.08.86	03.11.86	5	375-1000
"Sukzession"			
15.04.85	14.06.85	3	350-375
"	24.06.85	5	250-375
"	24.07.85	(368)	250-625
"	10.12.85	(8)	400-625
21.04.86	18.08.86	(42)	300-600
"	11.12.86	4	350-825
"Winterprobe"			
10.12.85	26.03.86	6	475-1000
NE FPN			
Probennahme		Ind./40cm ²	Größe [µm]
12.06.85		1	325
07.08.85		9	250-750
27.11.85		1	550
05.02.86		3	400-500
25.04.86		1	600
27.05.86		1	500
13.08.86		(2)	425-625
07.09.86		1	400
EUT			
07.08.85		69	250-625
25.11.85		2	475
27.05.86		1	375
13.08.86		20	300-500
07.09.86		1	325
13.11.86		4	500-600

Tab. A16. Körperscheibendurchmesser der Postlarven/Juvenilen von *Ophiura* sp. in den Benthosproben (übrige Daten in Abb. A20).

Exposition	Entnahme	Ind./40cm ²	Segmentzahl
"Potential"			
15.04.85	14.05.85	3	?
24.07.86	06.08.86	(3)	30
"Sukzession"			
15.04.85	14.05.85	3	?
NE FPN			
Probennahme		Ind./40cm ²	Segmentzahl
	17.04.85	4	>17-37
	12.06.85	6	>13-46
	27.06.85	9	30->50
	07.08.85	16	30-40
	05.10.85	3	>30-53
	27.11.85	4	35-39
	05.02.86	1	>6
	06.03.86	6	>16-60
	27.05.86	2	40/41
	22.06.86	3	60->80
	13.08.86	(25)	21-38
	07.09.86	30	25-60
	13.11.86	(23)	22-70
EUT			
	12.06.85	6	>15-27
	27.06.85	5	28-29
	07.08.85	9	33-38
	05.10.85	(8)	40-68
	25.11.85	1	>34
	05.02.86	7	41-58
	06.03.86	4	39-72
	25.04.86	1	>19
	27.05.86	3	>70
	22.06.86	3	24-43
	13.08.86	24	24-50
	07.09.86	27	33-45
	13.11.86	5	

Tab. A17. Anzahl der Segmente der Postlarven/Juvenilen von *Magelona* spp. in den Benthosproben.

Tab. A18. Individuenzahlen der Arten/Taxa in den Benthosproben 1985. Die Werte stellen Individuenzahlen pro 0,1 m² dar. Die Artnamen sind jeweils mit den ersten 3 Buchstaben des Gattungs- und Artnamens abgekürzt. Die den Probennummern entsprechenden Daten der Probennahmen sind den Tab. 1 im Text und Tab. A2 im Anhang zu entnehmen.

[illegible]

Tab. A19. Individuenzahlen der Arten/Taxa in den Benthosproben 1986. Die Werte stellen Individuenzahlen pro 0,1 m² dar. Die Artnamen sind jeweils mit den ersten 3 Buchstaben des Gattungs- und Artnamens abgekürzt. Die den Probennummern entsprechenden Daten der Probennahmen sind den Tab. 1 im Text und Tab. A2 im Anhang zu entnehmen.

[illegible]

[illegible]

